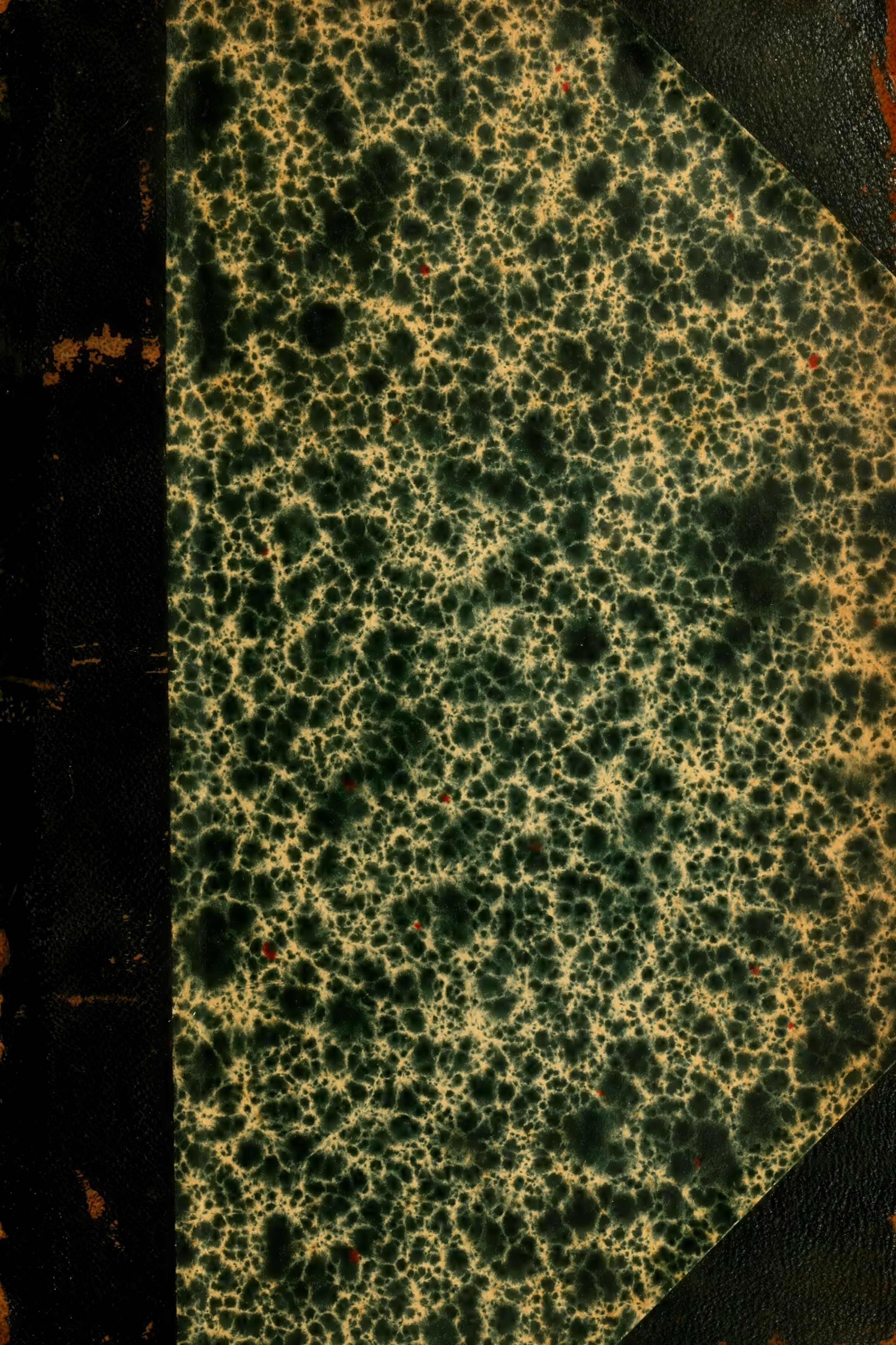
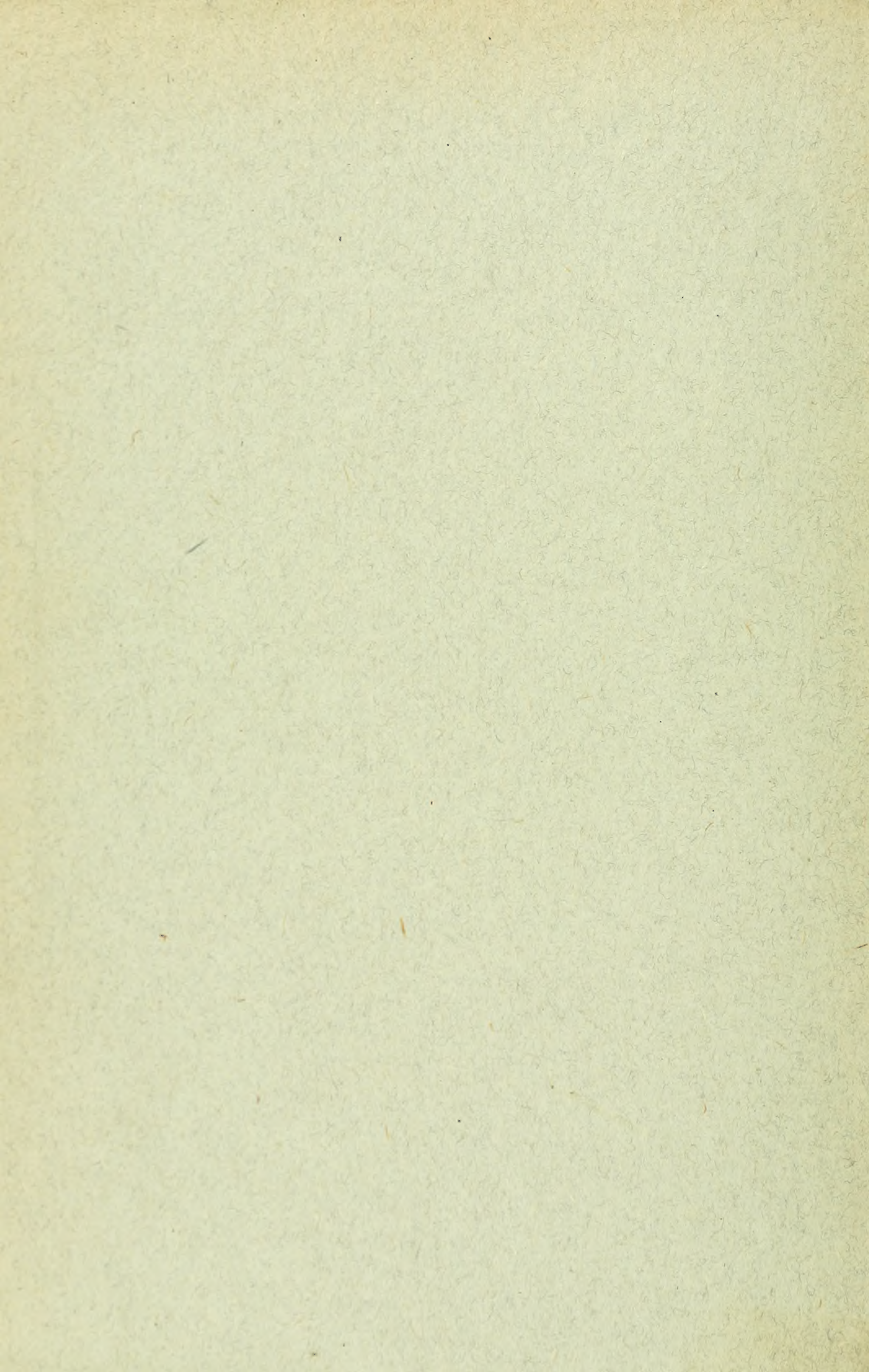
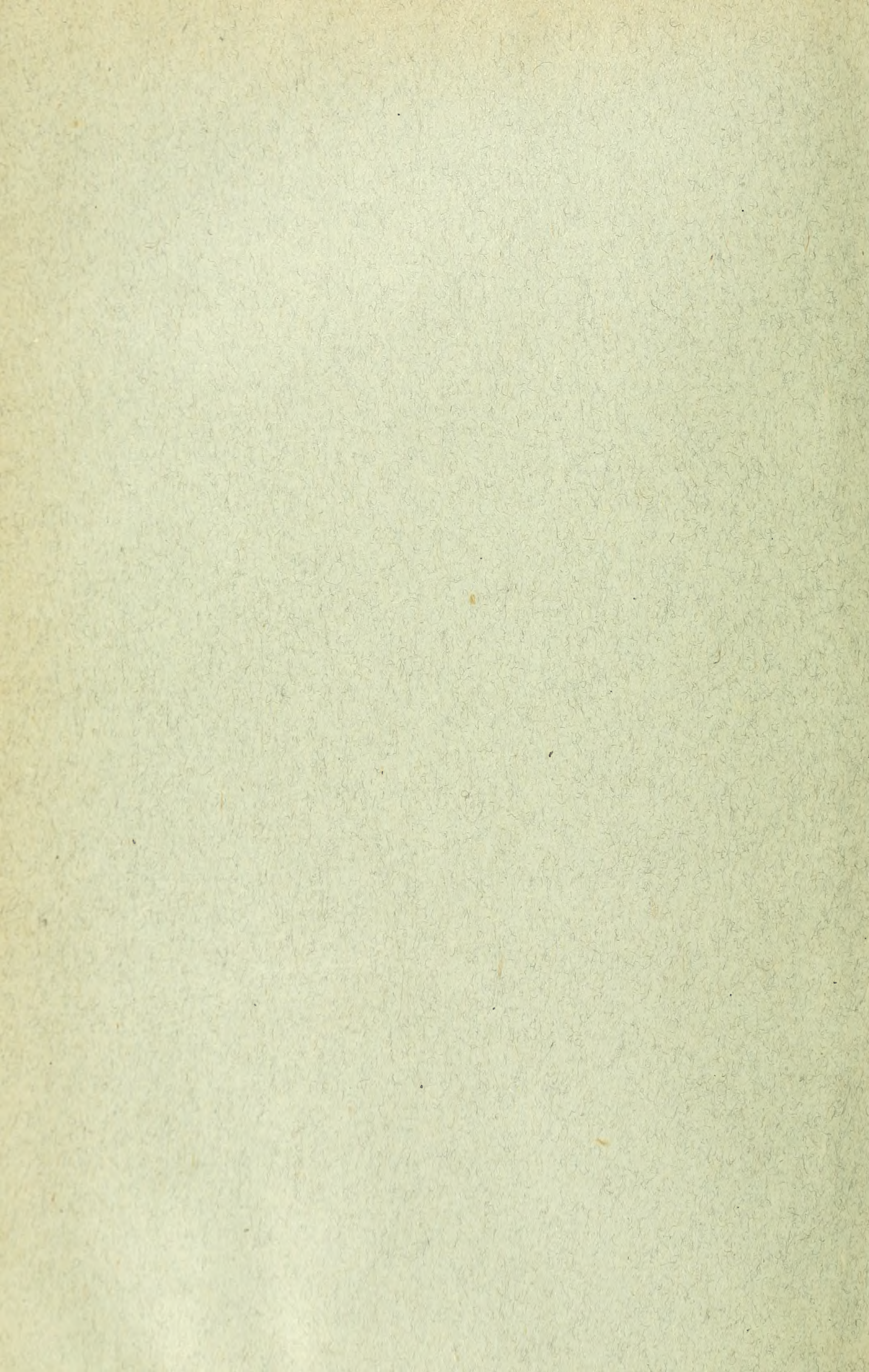
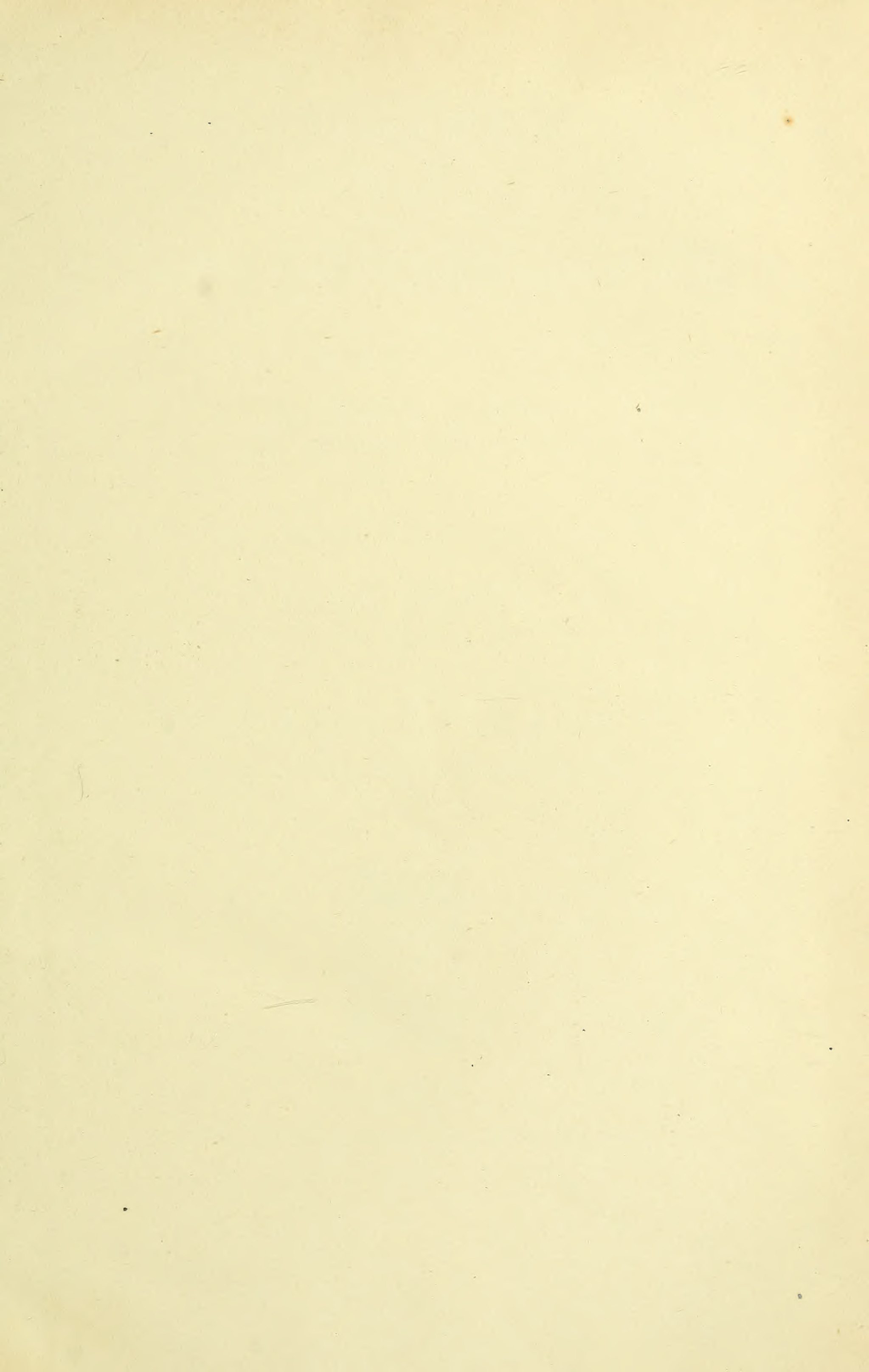
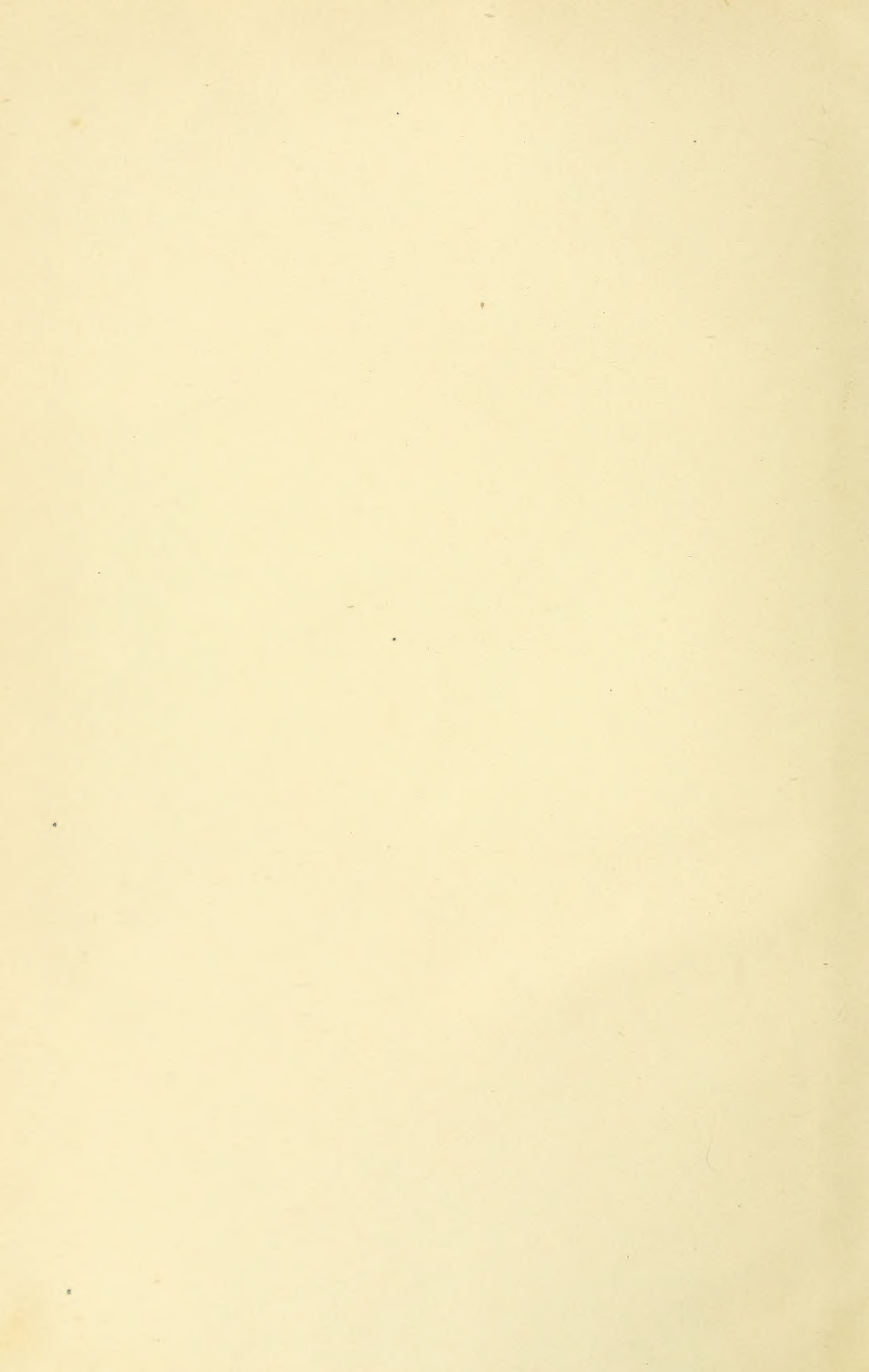












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

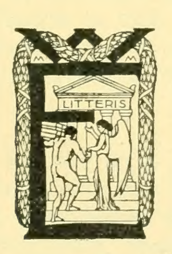
CARL THEODOR V. SIEBOLD
UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS
PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTZWÖLFTER BAND

MIT 224 FIGUREN IM TEXT UND 20 TAFELN



LEIPZIG
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN
1915

Inhalt des hundertzwölften Bandes

Erstes Heft

Ausgegeben den 22. Dezember 1914

Zweites Heft

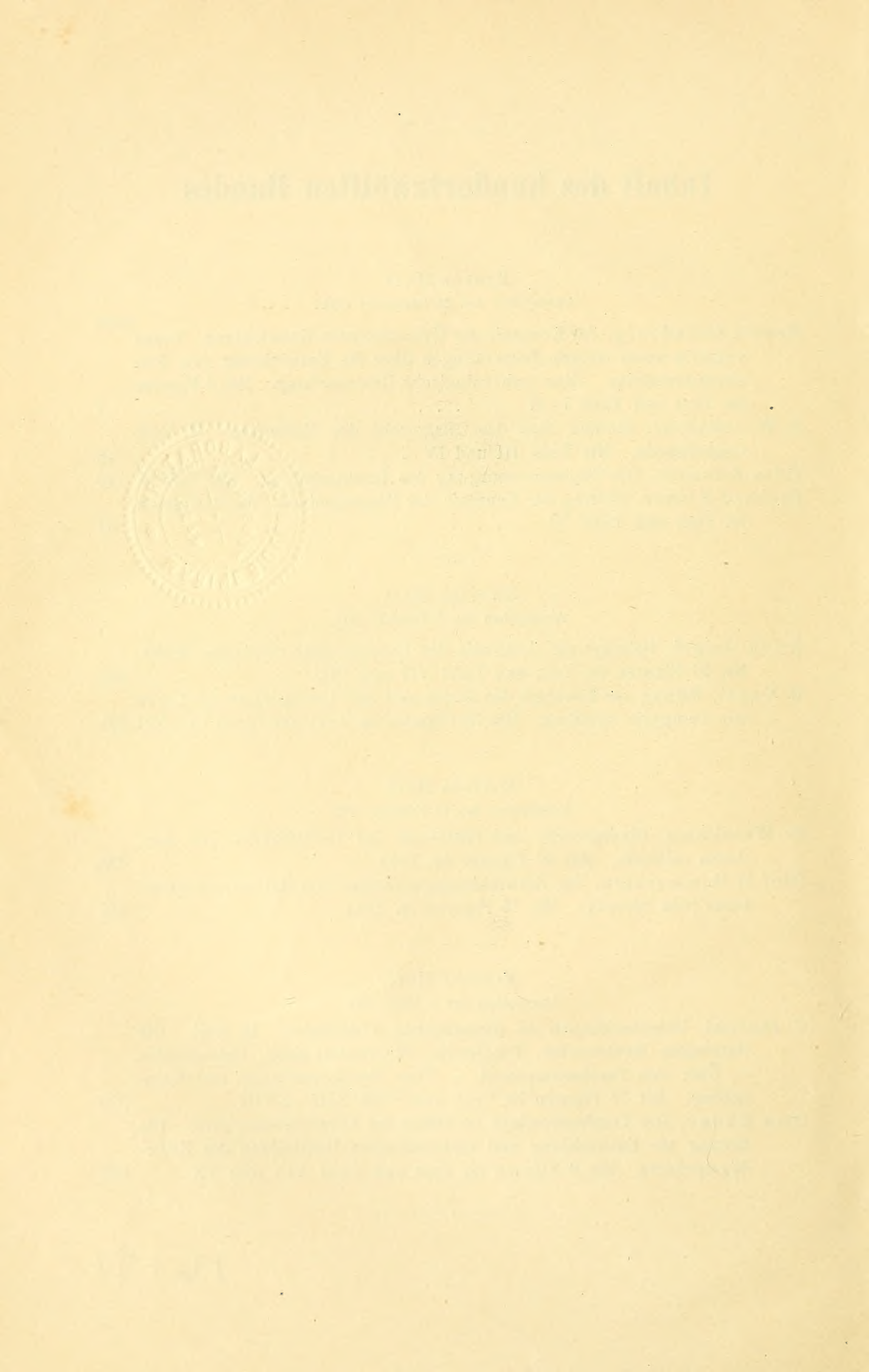
Ausgegeben den 9. Februar 1915

Drittes Heft

Ausgegeben den 23. Februar 1915

Viertes Heft

Ausgegeben den 9. März 1915



Zur Kenntnis der Hymenopteren-Entwicklung.

Vespa vulgaris nebst einigen Bemerkungen über die Entwicklung von Trachusa serratulæ.

Eine embryologische Untersuchung

von

Henrik Strindberg.

(Aus dem zootomischen Institut der Hochschule zu Stockholm.)

Mit 8 Figuren im Text und Tafel I—II.

Einleitung.

Die Kenntnis der Embryonalentwicklung der Hymenopteren ist, wie bekannt, etwas mangelhaft, da bis jetzt nur eine kleinere Anzahl von Forschern sich mit der Embryologie der betreffenden Insektenordnung beschäftigt hat.

Am meisten bedeutungsvoll sind die Arbeiten von Carrière (90) und Carrière und Bürger (97) über *Chalicodoma* wie diejenigen von Grassi (84) und Dickel (04) über *Apis*.

Neuerdings habe ich jedoch Gelegenheit gehabt, zwei Untersuchungen über die Hymenopterenembryologie zu veröffentlichen, indem ich die Entwicklung einiger Ameisen *Myrmica*, *Camponotus* und *Formica* studiert habe[1].

Die betreffenden Untersuchungen lehrten, daß bei den Ameisen uns Verhältnisse begegnen, die speziell für das Verständnis der Keimblätterfrage und der Mitteldarmbildung der pterygoten Insekten nicht ohne Interesse sein können.

Ich wollte dann im Anschluß an die Resultate, die durch die

[1] Einige Stadien der Embryonalentwicklung bei *Myrmica rubra* unter besonderer Berücksichtigung der sogenannten Entodermfrage. Zool. Anz. Bd. XLI (1913). — Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI (1913).

Untersuchungen über die Embryologie der Ameisen gewonnen wurden, auch der Entwicklung andrer Repräsentanten der Hymenopteren meine Aufmerksamkeit widmen, um dadurch die eigene Auffassung oder diejenige andrer Forscher über die Vorgänge im Hymenopteren-Ei bestätigen zu können.

Als Untersuchungsmaterial habe ich speziell Eier von *Vespa vulgaris* benutzt, da die Eier dieser Hymenopteren leicht zu erhalten sind, und ja weiter in demselben Nest Eier verschiedener Entwicklungsstadien immer vorkommen.

Da ich außerdem in meiner Arbeit vor allem die Befunde von Carrière und Bürger bei *Chalicodoma* berücksichtigt habe, wollte ich gern auch eine *Chalicodoma* möglichst nahestehende Hymenoptere untersuchen. Zu diesem Zwecke bediente ich mich einer Hymenopterenart, die als *Trachusa serratulae* bestimmt wurde.

Wie bekannt, legt diese Hymenoptere ihre länglichen Eier einzeln in Hülsen ab, die von abgekauten Teilen von Birkenblättern aufgebaut sind. Die Blatteile werden aneinander mit Harz verklebt und in dem blinden Ende der Hülsen ein Haufen von Pollen nebst einem Ei eingetragen.

Die von mir entdeckte Kolonie von *Trachusa* war jedoch eine Mischkolonie, indem ich beim Aufgraben der Bodengänge auch einige der für *Megachile centuncularis* charakteristischen Hülsen auffand.

Das Öffnen der geschlossenen Hülsen bietet keine Schwierigkeiten, speziell wenn sie nicht allzu jung sind, indem schon nach kurzer Zeit das Harz trocknet, wodurch die Hülsen steif werden und sich leicht öffnen lassen.

Die Befunde, die ich für *Trachusa serratulae* gewonnen habe, sollen in meiner Arbeit an einigen Stellen Erwähnung finden. Als Fixierungsmittel wurde die Flüssigkeit Carnoys angewandt, die für diesen Zweck sich vortrefflich erwies; die Eier wurden dann in 5 μ dicke Schnitte zerlegt und mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Abteilung I.

Ei und Blastodermbildung.

Die ziemlich großen Wespen-Eier sind im Nest immer derart orientiert, daß das spätere Hinterende der Embryonen am Boden der Facetten befestigt ist, wodurch das Kopfende nach außen zu liegen kommt. Wie bei den Ameisen ist die Dorsalfläche der Eier im Gegensatz zu der abgerundeten Ventralfläche etwas abgeplattet, wodurch

die Eier bei der Zerlegung in Schnitte ohne Schwierigkeit in gewünschter Weise orientiert werden können.

Nur in späteren Embryonalstadien sind im Gegensatz zu den Ameisen, wo schon sehr früh zwei Hüllen auftreten, zwei Eihüllen vorhanden, von denen sich nur die äußere mit Eisenhämatoxylin bläulich färbt, während die innere ungefärbt bleibt. Die in früheren Embryonalstadien befindliche einzige Eischale wird bei *Vespa* mit Eisenhämatoxylin tiefschwarz gefärbt. Nur an dem micropylaren Pol tritt anfangs eine Färbung nicht ein, indem die Eischale hier glashell bleibt. Innerhalb dieser Stelle bemerkt man an der Dotteroberfläche in der Nähe der Micropyle eine scheibenförmige plasmatische Verdickung, von der zahlreiche plasmatische Ausläufer nach innen an den in diesem Stadium stark polar gelegenen Furchungskern ziehen.

Der Rand der Plasmaanhäufung setzt sich über die ganze Dotteroberfläche nach dem andern Pol fort, wodurch die Dotteroberfläche von einer dünnen Plasmaschicht bedeckt wird.

Die plasmatischen Bestandteile des Dotters sind übrigens nur spärlich vorhanden und treten als gekörnte oder schaumartige Partien zwischen den dicht aneinander liegenden Dotterballen hervor. Die letzteren sind rundlich und von einander wohl abgegrenzt. Sie sind im Centrum des Eies am größten, um gegen die Eioberfläche kleiner zu werden.

Die Teilung des am micropylaren Pol gelegenen Furchungskerns und dessen Abkömmlinge erfolgt in der für die Ameisen beschriebenen Weise, also indirekt und ohne bestimmte Orientierung der Kernspindeln zur Eioberfläche; nach einer beträchtlichen Vermehrung der Kerne werden die Teilungen eine Zeit eingestellt und die Kerne beginnen nach außen an die Dotteroberfläche zu strömen.

An Längsschnitten durch Eier dieses Stadiums kann man dann bemerken, daß die nach außen strömenden Kerne sich dabei in eine ovale Figur ordnen, deren einer Pol gegen die Micropyle des Eies verschoben ist und daß alle Kerne je von einem großen Plasmahof umgeben sind, in dem sie exzentrisch, d. h. nach außen liegen. Die nach innen von dem Kern befindliche Plasmaanhäufung läuft häufig gegen das Centrum der ovalen Figur in einem langen, dünnen Fädchen von derselben plasmatischen Konsistenz aus.

Die exzentrische Lage der Kerne im Plasmahof wie das nach innen ziehende Fädchen habe ich schon früher im Ameisenei beobachtet und beschrieben und mit der passiven Bewegung der Kerne in Zusammen-

hang gesetzt; denn innerhalb des Umrisses der ovalen Figur finden sich eine große Anzahl von Kernen, die allem Anschein nach an der Bewegung nicht oder wenigstens nicht in derselben Maße teilnehmen und diese liegen auch in der Mitte des Plasmahofes; der letztere weist außerdem keine ähnlichen Ausläufer auf.

Die nach außen strömenden Kerne erreichen die Dotteroberfläche zuerst am micropylaren Pol und dann allmählich über den Rest der Dotteroberfläche je nachdem die von dem Ei-Innern kommenden Kerne in die oberflächliche Plasmaschicht des Dotters auftauchen.

Hier setzen die indirekten Kernteilungen wieder ein, wodurch die Kerne sich stark vermehren; die letzteren nebst umgebendem Plasma grenzen sich voneinander ab und das Blastoderm ist fertig gebildet.

Das Blastoderm bedeckt somit bei *Vespa* die ganze Oberfläche des Dotters, d. h. wir finden überall eine zusammenhängende Schicht von Zellen, wodurch natürlich die von mir bei den Ameisen als »Dorsalsyncytium« bezeichnete Partie der oberflächlichen Plasmaschicht mit eingestreuten Kernen vermißt wird. Bei *Trachusa* wird jedoch eine offene Stelle im Blastoderm, wie es Grassi für die Biene beschrieben hat, eine Zeitlang beibehalten.

Wenn wir das Blastoderm der Wespeneier unmittelbar nach der Bildung desselben näher studieren, ergibt sich, daß dasselbe schon differenziert ist. Wir können aber nicht, wie bei den Ameisen, verschiedene Querzonen beobachten; nur sind die Blastodermzellen an der Ventralseite der Dottermasse etwas in die Länge gestreckt, werden aber polar und lateral allmählich kürzer, um zuletzt an der Dorsalseite des Dotters in ein ziemlich dünnes Plattenepithel überzugehen (Fig. 1, Taf. I, *bd* [*d*]).

Auch ist zu bemerken, daß der Inhalt der Zellen des Blastoderms nur plasmatischer Natur ist, d. h. es werden hier nicht, wie z. B. bei *Camponotus* und *Myrmica* Dotterballen bei der superficiellen Furchung des Eies mit in den Furchungszellen eingeschlossen; die superficielle Furchung hat somit bei *Vespa* nur mit der oberflächlichen Plasmaschicht des Eies zu tun. Dasselbe ist für *Trachusa* der Fall.

Nach beendigter Blastodermbildung ist die Dottermasse im allgemeinen mehr plasmatisch geworden. Speziell trifft dies für die Rindenschicht derselben zu, wo die zurückgelassenen Kerne besonders zahlreich vorkommen.

Auch im Innern des Dotters sind zahlreiche Kerne zu sehen, die teils einzeln, teils mehrere zusammen in einem gemeinsamen Plasmahof eingebettet liegen, »Dottersyncytien« (Fig. 1, Taf. I, *dts*).

Alle im Dotter gelegenen Kerne sind als Dotterkerne zu bezeichnen, die wie gewöhnlich eine beträchtliche Größe besitzen. Hier sei nur kurz erwähnt, daß diese Dotterkerne bei *Vespa* wie bei *Trachusa* massenhaft vorhanden sind, und während des ganzen Embryonallebens sich speziell an der Dotteroberfläche anhäufen, wo sie, wie es CARRIÈRE und BÜRGER (97) für *Chalicodoma* beschrieben haben, eine Art provisorisches Mitteldarmepithel oder noch besser Mitteldarmsyncytium bilden (vgl. Fig. 12 u. 13, Taf. II). Näheres über die Dotterkerne und das Schicksal derselben ist für die verschiedenen Embryonalstadien unten angegeben[1].

Abteilung II.

Weitere Differenzierung des Blastoderms. Bildung der serösen Hülle.

Schon oben wurde kürzlich erwähnt, daß unmittelbar nach beendigter Blastodermbildung eine Differenzierung des Blastoderms sich bemerkbar macht. Die weitere Differenzierung des betreffenden Zellverbandes erfolgt einfach in der Weise, daß an der Ventralseite des Eies das Blastoderm höher wird als vorher, indem sich hier die Blastodermzellen in die Länge strecken. Dies trifft besonders vorn zu, während gleichzeitig die dorsal befindliche Blastodermpartie in ein viel dünneres Plattenepithel umgewandelt wird.

Die beiden in dieser Weise differenzierten Blastodermpartien gehen noch eine Zeitlang ohne scharfe Abgrenzung ineinander über. Erst in einem älteren Embryonalstadium finden wir, daß (anfangs nur vorn) eine scharfe Abgrenzung stattgefunden hat, in der Weise nämlich, daß es beinahe zu einer Lostrennung der beiden Blastodermpartien gekommen ist (Fig. 2, Taf. I, *t*). Wir können somit zuerst nur vorn mit Sicherheit die Grenzlinie zwischen der Anlage des embryonalen und des extraembryonalen Blastoderms bestimmen[2].

Diese Grenzlinie läßt sich in folgenden Stadien ohne Schwierigkeit verfolgen, indem die Lostrennung allmählich von vorn nach hinten fortschreitet (Fig. 3 und 4, Taf. I, *sa*).

Wenn etwa das vordere Drittel des extraembryonalen Blastoderms sich von dem embryonalen losgemacht hat, beginnt die Trennung auch

[1] Bei *Trachusa* vermehren sich die im Dotter zurückgelassenen Kerne eine Zeit durch lebhafte indirekte Teilungen.

[2] Mit embryonalem Blastoderm wird immer die Anlage des Embryonalkörpers gemeint, während das extraembryonale Blastoderm die Anlage der serösen Hülle, Embryonalhülle, repräsentiert.

von hinten und wird in dieser Weise allmählich völlig erzielt. In einem gewissen Stadium der Embryonalentwicklung müssen wir somit ein Ei finden, wo eine Mittelpartie des extraembryonalen Blastoderms mit dem embryonalen noch zusammenhängt. Ein Ei dieses Stadiums ist in Fig. 4, Taf. I, nach Rekonstruktion einer Schnittserie abgebildet; an der betreffenden Abbildung befindet sich das Vorderende des embryonalen Blastoderms links nahe am einen Eipol, während das Hinterende derselben Blastodermpartie wegen der relativen Länge über den andren Pol dorsal geschlagen ist. Das embryonale Blastoderm ist hellgrau gezeichnet; dem unteren Blatte, *ub*, mit einer vorderen und einer hinteren Zellanhäufung, *ve* und *he*, die die beiden Mitteldarmanlagen repräsentieren, ist eine tiefere Farbe gegeben. Die punktierte Linie zuletzt stellt den Umriß des extraembryonalen Blastoderms dar (Serosaanlage, *sa*).

Wie aus der Figur hervorgeht, hat sich das extraembryonale Blastoderm, wie es oben beschrieben wurde, vorn eine größere, hinten eine kleinere Strecke weit von dem embryonalen losgemacht, während ein wenn auch loser Zusammenhang zwischen den beiden Zellverbänden nur etwa an der kleinen Strecke *g*—*i* noch besteht.

Zum kontrollieren sind Querschnitte durch verschiedene Teile des vorliegenden Eies in Fig. *a*—*i*, Taf. I wiedergegeben. Zuerst betrachten wir Fig. *g*. Wir sehen hier, daß die Abgrenzung der beiden Zellverbände *dekt* und *extb* (*sa*) in Punkt *t* nicht ganz deutlich hervortritt, aber doch scharf genug, um schon hier von einem embryonalen und extraembryonalen Blastoderm reden zu können, d. h. der Anlage des Embryos, bzw. der der serösen Hülle (*sa*). Dadurch wird auch das Einzeichnen der punktierten Linie an der Strecke *g*—*i* in Fig. 4 verteidigt.

Aus den Querschnitten, Fig. *a*—*i*, Taf. I, geht weiter sogleich hervor, daß in derselben Maße, wie die Anlage der serösen Hülle, extraembryonales Blastoderm, sich von der Anlage des Embryos, embryonalem Blastoderm, lostrennt, die Ränder des ersteren Zellverbandes sich zuerst vorn, dann auch hinten, über die Ränder des späteren Embryos auszudehnen beginnen, um sich zuletzt ventral zu begegnen.

In dieser Weise wird somit allmählich von vorn und hinten der Embryo von einer Hülle umgeben, die ihrer Entstehung gemäß als die Serosa angesehen werden muß.

An den oben erwähnten Querschnitten bemerken wir zuerst, daß in den Fig. *a*—*f* diese ventrale Verschließung schon stattgefunden hat, während in Fig. *h*, an der Dorsalseite, die Ränder des extraembryonalen Blastoderms sich einander nur eine Strecke weit genähert haben (die

dorsale Lage des Hinterteils des embryonalen Blastoderms ist immer im Auge zu behalten); ventral hat, wie in Fig. *g*, die Trennung kaum begonnen. In Fig. *i* ist nur das embryonale Blastoderm getroffen, das dadurch als eine ringförmige Bildung hervortritt, wo ventral und dorsal die Entstehung des unteren Blattes im Gange ist[1].

Schon in einem früheren Stadium der Embryonalentwicklung ist die Anlage der serösen Hülle größtenteils von einem Plattenepithel mit großen, scharf gefärbten Kernen aufgebaut. Die Randzellen desselben Zellverbandes machen dagegen eine Ausnahme, indem sie eine mehr längliche Gestalt besitzen, wodurch sie von den übrigen plattgedrückten Zellen des extraembryonalen Blastoderms geschieden sind, Fig. 3, Taf. I. Sie behalten diese Beschaffenheit eine Zeitlang, auch nachdem sich die Ränder des extraembryonalen Blastoderms ventral begegnet haben (vgl. Fig. *e* u. *f*, Taf. I).

Wie bei der Mehrzahl der bisher untersuchten Hymenopteren, *Apis*, *Chalicodoma*, *Myrmica*, *Formica*, *Camponotus* und *Trachusa* wird nur eine einzige Embryonalhülle, die Serosa, gebildet[2]. Im Verhältnis zu den von mir untersuchten Ameisen sind aber *Vespa* und *Trachusa* insofern bemerkenswert, indem ja hier nicht nur ein Teil des extraembryonalen Blastoderms, sondern dasselbe gänzlich in der Bildung der Serosa Verwendung findet; hierdurch können wir völlig von extraembryonalem Material absehen, das bei den Ameisen, innerhalb oder außerhalb des Embryonalkörpers gelangen könnte.

In dieser Hinsicht wie auch in übrigen allgemeinen Zügen der Embryonalentwicklung nehmen *Vespa* und *Trachusa* eine Stellung ein, die an *Apis* und *Chalicodoma* erinnert. Die seröse Hülle dieser Hymenopteren ist daher allem Anschein nach mit der entsprechenden Hülle anderer Pterygoten homolog, während dies bei den Ameisen nur teilweise der Fall war (vgl. »Embryolog. Studien an Insekten«, Seite 41, Anm.; vgl. unten S. 19.

Weiter ist betreffs der Bildung der serösen Hülle bei *Vespa* zu bemerken, daß das Losmachen des extraembryonalen Blastoderms von dem embryonalen von keiner Faltenbildung begleitet wird; wir können dadurch auch nicht, wie speziell bei *Chalicodoma*, von Amnionfalten reden, obschon sonst die Randzellen des Embryos sich ganz wie bei dieser Hymenoptere und den Ameisen, über die Dorsalfläche des

[1] Dorsal ist die hintere Mitteldarmanlage, *he*, geschnitten.

[2] Die Bildung der Serosa scheint bei *Trachusa* in einem späteren Stadium als bei *Vespa* zu erfolgen.

Dotters ausdehnen, um einen provisorischen Rückenverschluß zu bewirken, der somit auch bei *Vespa* sehr frühzeitig zustande kommt.

Wenn die Ränder des embryonalen Blastoderms sich innerhalb derjenigen des extraembryonalen Blastoderms nach oben ausdehnen, ist aber zu sehen, daß stellenweise die ersteren stark eingekrümmt werden können und dadurch das Bild einer Falte vortäuschen (Fig. *d*, *e*, links, Taf. I); allein es handelt sich durchaus nicht um eine Faltenbildung im gewöhnlichen Sinne, denn wie es aus den Abbildungen hervorgeht, hat sich früher das extraembryonale Blastoderm von dem embryonalen losgemacht und die Ränder des ersteren haben sich ventral begegnet. Da die erwähnte Einkrümmung erst ziemlich spät und nur stellenweise auftritt, liegt die Annahme nahe, daß es sich hier um eine Bildung handelt, deren Entstehung nur mit dem beginnenden Umwachsen des Dotters von den Rändern des embryonalen Blastoderms in Zusammenhang zu setzen ist.

Die seröse Hülle wird bei *Vespa* bis in die letzten Embryonalstadien als ein geschlossener gleichförmiger Sack beibehalten. Dann bemerkt man, daß die Zellen derselben größtenteils nach vorn geschoben sind, um zuletzt dicht oberhalb des Kopfes zusammengedrängt zu werden.

An der genannten Stelle bilden sie eine breite, mehrschichtige Platte von Zellen, deren Kerne hier und da schon deutliche Degenerationserscheinungen aufweisen. Die Kerne sind übrigens nicht wie vorher stark abgeplattet, sondern treten als kugelförmige Bildungen auf, die wie in einer gemeinsamen Plasmamasse eingebettet liegen (Fig. 5, Taf. I, *ser*).

Nach hinten steht die Zellplatte mit dem noch sackförmigen Rest der Hülle in unmittelbarer Verbindung.

In einem etwas späteren Stadium erfolgt das endgültige Auflösen der Serosa. Die Zellen der oben erwähnten Platte treten dabei in rosettenförmigen Bildungen zusammen (Fig. 6, Taf. I, *ser*), wie es auch in dem hinten liegenden Rest der Serosa zu beobachten ist.

Im Stadium der Auflösung ist die Zellanhäufung nicht wie vorher dorsal vom Kopf, sondern unmittelbar vor der gegen den Vorderpol der Eischale gerichteten Mundöffnung gelegen; sie hängt aber immer mit dem noch sackförmigen Rest der serösen Hülle nach hinten zusammen. Die Auflösung dieses Restes scheint in situ vor sich zu gehen, nachdem an einigen wenigen Punkten ähnliche aber sehr viel kleinere Rosettenbildungen aufgetreten sind. Es kommt also bei *Vespa* nicht

zur Bildung eines wirklichen »Dorsalorgans«, wenn auch die Serosazellen vor der Auflösung sich an gewissen Stellen konzentrieren.[1]

Abteilung III.

Bildung und Verwendung der Keimblätter.

Die Bildung der Keimblätter beginnt bei *Vespa* schon frühzeitig, in einem Stadium, wo das extraembryonale Blastoderm sich noch von dem embryonalen an keiner Stelle losgemacht hat. Die beiden Partien des Blastoderms, primäres Ectoderm, sind jedoch bereits ziemlich scharf von einander abgesetzt, wodurch man bestimmt beobachten kann, daß die Umwandlungen, die zur Entstehung der Keimblätter führen, sich nur in dem Bereiche des embryonalen Blastoderms abspielen.

Die Bildung der Keimblätter wird bei *Vespa*, ähnlich wie bei den bisher untersuchten Hymenopteren, durch eine Zellwucherung in einem Medianfeld des embryonalen Blastoderms eingeleitet. Die sonst überall einschichtige embryonale Blastodermpartie wird in dieser Weise hier mehrschichtig und setzt sich ziemlich scharf von den noch einschichtigen Lateralfeldern des embryonalen Blastoderms ab. Da von nun an das Medianfeld gleichzeitig dicker ist als die einschichtigen Lateralfelder, tritt die Grenzlinie zwischen Median- und Lateralfeld jederseits als eine seichte Furche hervor.

Die beiden Furchen, die miteinander nahezu parallel verlaufen, verlängern sich allmählich nach vorn und hinten, wodurch das Medianfeld sich immer in der Längsrichtung des Eies ausdehnt.

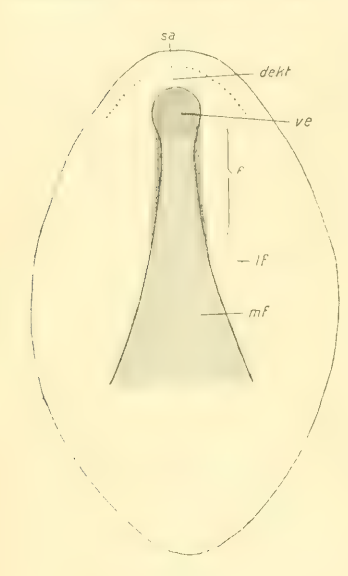
Wenn die beiden Furchen sich etwa über ein Drittel der Oberfläche des embryonalen Blastoderms ausgedehnt haben, beginnt die Versenkung des Medianfeldes nach innen, am frühesten an der Stelle, wo die beiden Furchen zuerst auftraten in der Vorderhälfte des embryonalen Blastoderms. Die Versenkung des Medianfeldes hat den Charakter einer Überwachsung von zwei lateralen Falten, deren medianes Blatt wenigstens stellenweise mehrschichtig, deren laterales Blatt einschichtig ist. Daneben besteht auch ein histologischer Unterschied zwischen den Zellen der beiden Blätter, indem die Zellen des ersteren heller gefärbtes Plasma und größere scharf umschriebene Kerne besitzen, ganz wie diejenigen des Medianfeldes.

[1] Bei *Trachusa* wird die seröse Hülle vor der Degeneration derselben an die Ventralseite des Embryos geschoben, wo sie eine vordere und eine hintere Anhäufung von miteinander lose verbundenen Zellen bildet. Die beiden Anhäufungen sind miteinander in derselben Weise ebenfalls verbunden.

Wir sind durch diese Tatsachen berechtigt anzunehmen, daß jederseits das mediane Blatt der Falten dem Medianfeld, das laterale Blatt dem Lateralfeld des embryonalen Blastoderms zuzurechnen ist.

Schon im nächsten Stadium werden die Vorgänge bei der Keimblätterbildung komplizierter.

Die Überwachsung des Medianfeldes von den lateralen Falten her ist kaum begonnen, wenn vorn und hinten in dem embryonalen Blastoderm zwei starke Zellwucherungen auftreten. Von denselben ist die vordere anfangs größer als die hintere und kommt etwas früher als die letztere zum Vorschein.



Textfig. I.

Ein junges Wespenei von der Ventralseite gesehen, um die Ausdehnung der Furchen zwischen Medianfeld (*mf*) und Lateralfeldern (*lf*) zu zeigen. Vorn, in der Zone *f*, sind die Furchen in Falten umgewandelt; *ve*, vordere Entodermwucherung in unmittelbarer Verbindung mit dem hinten liegenden Medianfeld; *dekt*, definitives Ectoderm; *sa*, Serosaanlage noch nicht von dem Ectoderm (*dekt*) getrennt.

Von der Ventralseite her bemerkt man an einem Ei dieses Stadiums nicht länger überall zwei Furchen, die das Medianfeld zwischen sich fassen, sondern daß der von der Oberfläche ersichtliche Teil des Medianfeldes teilweise von zwei wulstförmigen Verdickungen lateral begrenzt wird. Diese Verdickungen treten an Querschnitten als die oben erwähnten Falten hervor und haben sich etwas stärker als die früheren Furchen in die Länge ausgedehnt.

Sie laufen von nun an nach vorn ziemlich stark convergierend, was auf das Verhältnis hindeutet, daß das Überwachsen des Medianfeldes von vorn nach hinten fortschreitet.

Vorn hören sie auf, wenn sie den halbkreisförmigen Hinterrand der vorderen Wucherung erreichen, die in diesem Stadium an Totalpräparaten sich als ein dunkler rundlicher Fleck bemerkbar macht (Textfig. I, *ve*).

Wenn wir — immer an Totalpräparaten — die Vorgänge im Hinterteil des embryonalen Blastoderms desselben Stadiums beobachten, finden wir hinten einen ähnlichen dunklen Fleck, die hintere Wucherung. Es ist dort zu bemerken, daß diese Wucherung ganz selbständig in dem embryonalen Blastoderm entsteht, indem die beiden Furchen eine Strecke weit vor der betreffenden Wucherung enden.

Wir finden daher zwischen den beiden Endpunkten der Furchen

und dem morphologischen Vorderrand der hinteren Wucherung eine Partie von noch unverändertem embryonalen Blastoderm, das also noch einschichtig und nicht in ein medianes und zwei laterale Felder geteilt ist. Ganz ähnliches ist schon früher von CARRIÈRE und BÜRGER (97) bei *Chalicodoma* beschrieben.

Die hier erwähnten Verhältnisse gehen am besten durch Schnittstudien hervor. In Fig. 2, Taf. I ist ein medianer Sagittalschnitt durch ein Ei des eben besprochenen Stadiums wiedergegeben.

Speziell vorn wie auch hinten in der Figur treten die beiden Endpunkte des embryonalen Blastoderms gut hervor (Fig. 2, *t*). Die Dorsalseite der Dottermasse ist größtenteils von dem plattenförmigen Epithel des extraembryonalen Blastoderms bedeckt, dessen Zellen jedoch in der Peripherie höher werden (Fig. 2, *sa*). Die Ventralseite wie der Hinterpol der Dottermasse ist aber von dem embryonalen Blastoderm eingenommen. Dasselbe beginnt vorn mit einer einschichtigen Randzone von hohen Zellen, *dekt*, dann folgt unmittelbar eine mehrschichtige Partie *ve*, die eben die median getroffene vordere Wucherung repräsentiert.

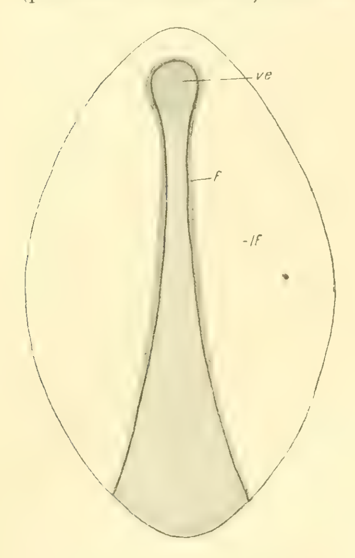
Hinten setzt sich die Wucherung unmittelbar in eine dünnere aber noch mehrschichtige Blastodermpartie fort, die dann allmählich einschichtig wird, Zone *gbd* Fig. 2, um zuletzt in die hintere mehrschichtige Wucherung (Fig. 2, *he*) wieder überzugehen. Die letztere ist von dem Hinterrand des extraembryonalen Blastoderms *t*, durch eine Randzone von kubischen Zellen, die dem embryonalen Blastoderm zugehören, ganz wie es vorn der Fall war, geschieden (Fig. 2, *dekt*).

Beim Studium der Abbildung ist vor allem im Auge zu halten, daß sie einem medianen Schnitt entnommen ist, denn erst dadurch wird es ganz klar, daß wenigstens die vordere Wucherung (*ve*) nicht als eine für sich selbständige Bildung, sondern mit dem nach hinten liegenden Medianfeld (*mf.*) in unmittelbarer Verbindung entsteht.

Das Medianfeld hört, wie oben hervorgehoben wurde, eine Strecke weit von der hinteren Wucherung auf. In folgenden Stadien dehnt sich aber das Medianfeld nach hinten bis zum Vorderrand der hinteren Wucherung aus. Bei der Versenkung des Medianfeldes in dem Hinterteil des embryonalen Blastoderms folgt gleichzeitig auch die Wucherung, die dann mit dem Medianfeld in unmittelbare Verbindung tritt (Fig. 3, Taf. I).

Der mediane Sagittalschnitt in Fig. 3, Taf. I ist also nur durch die Anlage des unteren Blattes geführt, das in frühen Stadien von dem

medianen Feld des embryonalen Blastoderms repräsentiert wird. Eine Ausnahme machen nur vorn und hinten die oben erwähnten Zonen von cylindrischen, bzw. kubischen Zellen, die dem definitiven Ectoderm (*dkt*) angehören und also nie in der Versenkung des Medianfeldes nach innen teilnehmen. Ich glaube durch meine Beobachtungen an dem Wespen-Ei belegen zu können, daß wir in dem Medianfeld nebst den beiden Wucherungen die gemeinsame Anlage des unteren Blattes (primäres Entoderm) vor uns haben und daß die Zellanhäufungen vorn und hinten nur als stark gewucherte Partien des medianen Feldes anzusehen sind. Daß die hintere Wucherung anfangs nicht mit der Wucherung des Medianfeldes in Verbindung steht, sondern von dem letzteren eine Zeit durch eine Partie noch unverändertes Blastoderm (Fig. 2, *gbd*) geschieden ist, braucht nicht gegen die erwähnte Auffassung zu sprechen, denn wie wir später sehen werden, sind die vordere und hintere Wucherung miteinander homolog, indem sie zusammen das Mitteldarmepithel bilden und die vordere Wucherung stellt mit dem hinten wuchernden Medianfeld eine gemeinsame Bildung dar. Für eine solche Auffassung spricht auch, daß im nächsten Stadium die Wucherung, die zur Entstehung des Medianfeldes führte, sich ja nach hinten ausgedehnt und den Vorderrand der hinteren Wucherung erreicht hat (Fig. 3, Taf. I). Das mediane Blatt hat hierdurch seine größte Ausdehnung gewonnen und geht hinten in die erwähnte Wucherung ohne irgend eine Grenzlinie über.



Textfig. II.

Ein Wespenei etwas älter als in Textfig. I von der Ventralseite gesehen. Die früheren Furchen sind ventral überall in Falten (*f*) umgewandelt. Nur im Bereiche der vorderen Entodermwucherung (*ve*) finden sich nicht Falten, sondern nur das äußere Blatt derselben, das sich über die Wucherung ausdehnt.

Fig. 3, Taf. I entspricht völlig der von Carrière und Bürger (97) bei *Chalicodoma* beschriebenen »Flaschenform« des Embryos. An Totalpräparaten bemerkt man nämlich, daß das Versenken des Medianfeldes vorn viel mehr vorgerückt ist als hinten (Textfig. II). Der noch von der Oberfläche ersichtliche Teil des Medianfeldes tritt daher an Totalpräparaten als eine verschmälerte Partie hervor, der Hals der Flasche, die hinten immer breiter wird. Unmittelbar vor dem Hals ist

das ovale Feld der Vorderwucherung zu sehen; dasselbe scheint an Totalpräparaten breiter als der Flaschenhals zu sein. Allein dies ist nur scheinbar so, denn an Querschnitten durch ein Ei von einem etwas älteren Stadium als es die Fig. 3, Taf. I repräsentiert, finden wir, daß der Unterschied nicht so groß ist, indem auch hier eine Überwachsung von den Seiten her begonnen hat.

Die betreffenden Vorgänge sind in den Querschnitten Fig. *a—i*, Taf. I dargestellt. Eine etwas schematisierte Abbildung desselben Eies von der Seite her gesehen, finden wir in Fig. 4, Taf. I wieder, wo ebenfalls die Lagen der Querschnitte *a—i*, Taf. I zur Eioberfläche demonstriert sind. Fig. *a* ist also durch das Vorderende des embryonalen Blastoderms geführt. Demgemäß ist auch an dem Schnitt nur die oben erwähnte einschichtige Zone von cylindrischen Zellen getroffen, die das definitive Ectoderm (*dekt*) repräsentieren.

An einigen folgenden Schnitten finden wir im Prinzip dasselbe Bild wieder; dann kommen an einigen wenigen Schnitten median und innerhalb des Ectoderms einige lose Zellen zum Vorschein. Diese gehören der vorderen Wucherung an, von der eine Zellpartie nach vorn ohne Zusammenhang mit dem defintiven Ectoderm hervorgedrungen ist.

Im nächsten Schnitt, Fig. *b*, ist der Vorderteil des eigentlichen Wucherungsfeldes, *ve*, getroffen. Wir bemerken hier, daß in der Medianlinie sich eine Stelle befindet, wo von der Oberfläche succulente Zellen mit großen hellen Kernen nach innen gegen den Dotter gedrängt werden. Seitlich von der Zellanhäufung befindet sich noch das definitive Ectoderm, das jederseits mit scharfem Rande von der Zellanhäufung abgegrenzt ist. Die beiden Grenzlinien sind aber schräg gestellt, was ja auf eine Versenkung der Wucherung und Überwachsung von den Seiten her hindeutet.

Dies tritt noch deutlicher am nächsten Querschnitt hervor (Fig. *c*), der eine Strecke weit gegen die Mitte der Wucherung gelegt ist (vgl. Fig. 4, Taf. I). Die an der Oberfläche ersichtliche Wucherungszone ist etwa ebenso groß als im Schnitt Fig. *b*; die nach innen befindliche Zellmasse (*ve*) ist aber hier sehr viel breiter als in der Figur *b*. Außerdem bemerken wir, daß die beiden definitiven Ectodermpartien mit schrägen Rändern sich wie über die Wucherung gegen die Medianlinie geschoben haben.

Wenn wir dann die folgenden Schnitte studieren, wird die Lücke zuerst breiter als zuvor und die Ränder des Ectoderms bedecken jederseits nur ein wenig die Seitenpartien der Wucherung, deren von außen ersichtlicher Teil hier also am breitesten ist. Nach hinten tritt das ent-

gegengesetzte Verhältnis ein; die Wucherung wird verkleinert und die Ectodermränder nähern sich gegen die Medianlinie. Gleichzeitig erscheint auch die Wucherung nicht länger im Niveau mit dem äußeren Umriß des Ectoderms, sondern ist stark nach innen versenkt, hängt aber mit den Seitenpartien noch mit den Rändern des definitiven Ectoderms unmittelbar zusammen (Fig. *d*, *e*, Taf. I). Der Querschnitt (*d*) ist der Übergangsstelle der vorderen Wucherung in das mediane Feld entnommen.

In Fig. *d* finden wir zum erstenmal die beiden Falten, die im Zusammenhang mit dem Versenken des medianen Blattes auftreten. Die Öffnung zwischen den Faltenrändern ist hier noch ziemlich groß, wird aber mehr nach hinten zu einer schlitzförmigen Spalte verkleinert, die nach innen sich knospenförmig erweitert. In demselben Querschnitt sind auch die medianen Ectodermränder scharf nach innen gebogen (Fig. *e*).

Die knospenförmige Erweiterung ist nur in einigen wenigen Schnitten vorhanden; dann finden wir eine Reihe von Schnitten, die im Prinzip ganz dasselbe Aussehen besitzen, wie es die Fig. *f*, Taf. I zeigt.

Die medianen Ectodermränder sind einander hier in der Mittellinie des embryonalen Blastoderms begegnet; das Lumen des Medianfeldes ist ganz verschwunden wie auch die beiden oben erwähnten Falten. Gleichzeitig tritt auch hierdurch zum erstenmal in der Querschnittserie des medianen Feldes das definitive Ectoderm als eine zusammenhängende Schicht nach außen von der Wucherung des medianen Feldes hervor, d. h. die Wucherung des Medianfeldes hat sich vom definitiven Ectoderm losgetrennt und tritt als eine selbständige Bildung hervor.

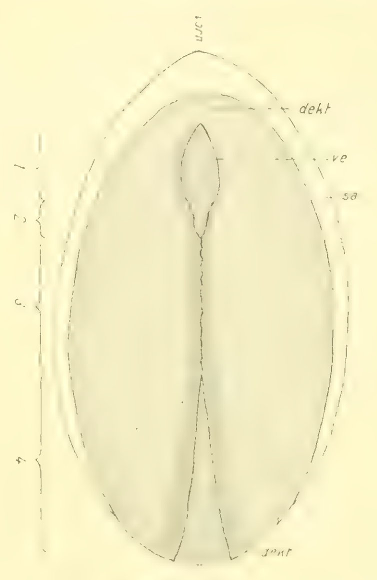
Das Bild Fig. *f* ist ohne Schwierigkeit aus dem Bild Fig. *e* und *d* herzuleiten, wenn man sich denkt, daß die beiden medianen Ectodermränder in Fig. *e* nach innen hervordringen und dabei das knospenförmige Lumen verdrängen, während sie sich gleichzeitig von dem dem Medianfeld zugehörigen Innenblatt der Falten jederseits losmachen. Daß die Vorgänge sich in dieser Weise abspielen, habe ich auch durch das Verhandensein aller Übergänge zwischen den zitierten Abbildungen in der Querschnittsreihe bestätigen können.

Nachdem in einer ganzen Reihe von Querschnitten dasselbe Bild wie in Fig. *f* observiert wurde, kam eine deutliche Spalte zwischen den Ectodermrändern wieder zum Vorschein (Fig. *g*). Fig. *g* stellt dasselbe Bild wie in Fig. *f* dar, nur daß die medianen Ränder des Ectoderms sich wie voneinander gezogen haben, wodurch die erwähnte Spalte sicht-

bar wird[1]. In folgenden Schnitten tritt die letztere noch breiter hervor, während gleichzeitig das nach innen versenkte Medianfeld lateral an Ausdehnung gewinnt (Fig. *h* und *i* ventral).

Diese bedeutende Breite des Medianfeldes findet sich immer an den Schnitten, die durch den über den Hinterpol geschlagenen Teil des embryonalen Blastoderms gelegt sind. Erst allmählich tritt dann eine Verschmälerung ein, wenn das Medianfeld in die hintere Wucherung überzugehen beginnt.

Diese hintere Wucherung ist in Fig. *i* dorsal zu sehen (*he*) und wird im Prinzip ganz wie die vordere von dem Ectoderm überwachsen, was ohne weiteres durch einen Vergleich zwischen den Fig. *c* und *i* hervorgeht. Die in Fig. *h* dorsal unter dem Ectoderm befindlichen Zellen, *he*, gehören der hinteren Wucherung an, die sich von der Ursprungsstelle morphologisch etwas nach hinten ausgedehnt hat (vgl. Schema Fig. 4, *h*, Taf. I).



Textfig. III.

Ein Wespenei etwas älter als in Textfig. II, von der Ventralseite gesehen. Die Überwachsung der vorderen Entodermwucherung (*ve*) ist etwas vorgerückt. Das Losmachen des unteren Blattes ist in der Zone 3 vollendet, dagegen noch nicht in den Zonen 1, 2 und 4, von denen die Zonen 2 und 4 dem späteren Mesoderm des unteren Blattes angehören. *dekt*, definitives Ectoderm. Die Serosaanlage ist teilweise durch die Zone *sa* angegeben.

An einer Rekonstruktion der eben besprochenen Serie von Querschnitten (Textfig. III) können wir hinsichtlich des Überwachsens der vorderen und hinteren Wucherung wie der des medianen Feldes bemerken, daß in diesem Stadium der Embryonalentwicklung das Überwachsen nur in einer Vorderpartie des medianen Feldes zum Ende geführt ist, d. h. daß die beiden Lateralfelder des definitiven Ectoderms sich median begegnet haben. Das Medianfeld tritt also zuerst hier als eine selbständige Bildung auf (Textfig. III), Zone 3. Vorn ist der Überwachsungsprozeß nur über die Seitenpartien des Medianfeldes geschritten, deren Mittelpartie ziemlich breit von außen ersichtlich ist und mehr nach vorn allmählich an Ausdehnung gewinnt (Textfig. III, Zone 2). Dasselbe ist auch hinten im Medianfeld, aber über eine sehr

[1] In der Tat ist das Erscheinen der Spalte ja dadurch zu erklären, daß die Ectodermränder sich hier noch nicht begegnet haben. Vgl. Textfig. III.

viel längere Strecke der Fall. Die von außen ersichtliche Mittelpartie wird hier in entgegengesetzter Richtung breiter (Textfig. III, Zone 4).

In der vorderen (und hinteren) Wucherung ist die Überwachsung an keiner Stelle beendigt. Die lateralen Ectodermfelder bedecken nur die Randpartien der Wucherung hufeisenförmig und gehen allmählich in die Ectodermfelder lateral von dem medianen Blatt über (Textfig. III, Zone 1).

Das Überwachsen hat im Bereiche der medianen Wucherung den Charakter einer gegen die Medianlinie vordringenden Falte, die im Vorderteil des Medianfeldes noch bei der Abschnürung desselben ersichtlich ist (Fig. *d* und *e*). Hinten ist dies dagegen nicht der Fall, indem die beiden Blätter der Falten sich schon früh von einander lostrennen, so daß die ectodermalen Außenblätter der Falten allein gegen einander median wachsen (Fig. *g*—*i*)[1].

Eine Ausnahme von diesem Modus der Überwachsung finden wir betreffs der vorderen und hinteren Wucherung. Hier erfolgt die Lostrennung des die beiden Wucherungen hufeisenförmig umgebenden definitiven Ectoderms ohne Faltenbildung sehr frühzeitig, prinzipiell in derselben Weise wie das extraembryonale Blastoderm sich zur Bildung der Serosa von dem embryonalen ablöst, und die frei gewordenen Ectodermränder schieben über die Unterseite der Wucherungen gegen die Medianlinie hervor (Fig. *c* und *i*).

Daß im Bereiche der Wucherungen keine Falten beim Überwachsungsprozeß auftreten, ist wahrscheinlich darin zu suchen, daß hier das Zellmaterial allzu groß ist, um eine Faltenbildung zu erlauben, was dagegen mit der weniger stark entwickelten und abgeplatteten Medianwucherung geschehen kann. Ein prinzipieller Unterschied zwischen den beiden Überwachsungsprozessen dürfte hiermit nicht gegeben sein, wenn wir bedenken, daß es Übergänge zwischen den beiden erwähnten Prozessen gibt. Erstens zwischen der vorderen Wucherung und dem nach hinten befindlichen Medianfeld, zweitens hinten im Medianfeld, wo schon frühzeitig die beiden Blätter der Falten sich voneinander trennen, je nachdem die Breite des nach innen versenkten Medianfeldes nach hinten zunimmt. Eben dieses breitere und plattgedrückte Medianfeld, wo sich die Falten früh auflösen, kann weiter für das oben genannte Verhältnis sprechen, indem es hierdurch zu keiner »Einrollung« des Medianfeldes, wie in Fig. *d* und *e*, kommen kann. Denn durch diese »Ein-

[1] Auf ähnliche Verhältnisse deuten auch die Abbildungen Grassis (84 für *Apis* hin.

rollung« wird das nach innen versenkte Medianfeld zwar höher, aber in demselben Maße auch schmäler.

Den Vorgängen, die mit der Versenkung des Medianfeldes und speziell mit derjenigen der vorderen und hinteren Wucherung nach innen verbunden sind, habe ich hier eine genaue Aufmerksamkeit gewidmet, weil diese Vorgänge bei *Vespa* nicht mit denjenigen, die für *Chalicodoma* von CARRIÈRE und BÜRGER (97) beschrieben wurden, übereinstimmen.

Nach CARRIÈRE und BÜRGER bilden sich bei *Chalicodoma*, wie ich auch für andre Hymenopteren habe bestätigen können, ventral in dem Blastoderm zwei Furchen, die das Blastoderm der Ventralseite in drei Längsfelder teilen, eine Mittel- und zwei Seitenplatten« und in zwei vor und hinter der Mittelplatte gelegene Abschnitte, auf welche sich die Furchenbildung nicht erstreckt« (l. c. 291).

In der Mittelplatte tritt zu gleicher Zeit eine Wucherung ein und »während die Furchen sich nach dem Hinterende zu verlängern, erheben sich bereits am Vorderende ihre äußeren Ränder zu Falten, welche sich nach der Mittelplatte zu neigen« (l. c. 292). Die Falten nähern sich dann, ganz wie bei *Vespa*, der Medianlinie und verschmelzen, wodurch die Mittelplatte und das untere Blatt der Falten von der Oberfläche abgeschnürt werden. Es ist damit, wenn sich die beiden Falten überall begegnet haben, das Mesoderm fertig gebildet.

Die Wucherung der Mittelplatte (Medianfeld, *Vespa*) wird also prinzipiell bei diesen beiden Hymenopteren, *Chalicodoma* und *Vespa*, in derselben Weise nach innen versenkt. Dagegen ist dies nicht betreffs der vorderen und hinteren Wucherung, die die Mitteldarmanlagen liefern, der Fall.

Bei *Chalicodoma* sollen die beiden Wucherungen zunächst außerhalb des Bereiches der Seitenfalten liegen und später scheinbar in denselben gelangen, »indem ihre tieferen Teile sich zwischen Mittelplatte und Dotter etwas nach hinten, beziehungsweise vorn verschieben .... Der Vorgang, durch welchen von beiden Stellen her eine verhältnismäßig sehr große Anzahl von Zellen in die Tiefe gelangt, unterscheidet sich vollständig und sehr bestimmt von der Anlage des Mesoderms. Es findet keine Einsenkung, Einfaltung oder Überwachsung statt, sondern auf gewissen Gebieten (Inseln) des Vorder- und Hinterfeldes vermehren sich die Blastodermzellen durch mitotische tangentiale Teilung« l. c. 293. »Anfangs ist die ganze Fläche der Insel tätig, dann stellen ihre Zellen vom Rande her die Teilungen ein und wandeln sich im Anschlusse an das Ectoderm der Seitenplatten in Ectodermzellen um. Dadurch wird die Keimfläche immer mehr eingeengt und schließlich auf eine

schmale Stelle in der Medianlinie beschränkt; haben sich auch hier die obersten Zellen dem Ectoderm angeschlossen, so ist die Bildung des Entodermkeims beendigt und zugleich die letzte Verbindung derselben mit der Oberfläche gelöst« (l. c. 294).

Es sind eben diese letzten Punkte, denen ich für *Vespa* nicht beistimmen kann; denn, wie schon oben hervorgehoben wurde, habe ich nie Bilder beobachtet, die darauf hindeuten, daß es sich um eine Umwandlung der oberflächlichen Zellen der Wucherungsinseln in Ectodermzellen handeln sollte. Viel mehr glaube ich hier bestimmt aussprechen zu können, daß nicht nur das Medianfeld (Mittelplatte, Carrière und Bürger), das später das Mesoderm des Embryos liefert, sondern auch die vordere und hintere Wucherung, die später das Entoderm (Mitteldarmepithel) liefern, in prinzipiell derselben Weise nach innen versenkt werden, d. h. durch Überwachsen von seiten des definitiven Ectoderms. Dasselbe nimmt, wenn die drei Wucherungsfelder entstanden sind, die Randpartie des embryonalen Blastoderms ein und dehnt sich entweder mit, wie in dem Medianfeld, oder ohne Faltenbildung, wie in den vorderen und hinteren Wucherungen, über die drei Wucherungen gegen die Medianlinie aus. Die letzteren stellen schon, ehe das ringförmige Feld des definitiven Ectoderms sich überall ventral geschlossen hat, eine einheitliche Bildung dar, die als unteres Blatt, primäres Entoderm, angesehen werden kann und deren Zellen denselben embryonalen Charakter besitzen. Erst später tritt eine deutliche Differenzierung des unteren Blattes ein, wobei dasselbe das von dem Medianfeld stammende Mesoderm, wie auch die beiden Anlagen des definitiven Entoderms, Mitteldarmepithels, liefern.

Der selbständigen Entstehung der drei Wucherungen, wie es bei *Chalicodoma* und *Vespa* beobachtet wurde, können wir nicht, wie ich glaube, mit Carrière und Bürger, eine allzu große Bedeutung zuteilen[1]. Denn wir sehen u. a., daß auch die beiden Blastodermfurchen, die das Medianfeld in einem früheren Stadium begrenzen, anfangs nur eine kurze Ausdehnung besitzen und dann allmählich ihre definitive Länge erreichen. Vorn wird dadurch die etwas verspätete vordere Wucherung, meiner Auffassung nach, mit dem Medianfeld verschmolzen, obschon an Totalpräparaten die schon zu Falten umgewandelten Furchen nicht über die Ränder des vorderen Wucherungsfeldes verfolgt werden können; dies findet, meinen Beobachtungen nach, auch darin

[1] Bei *Vespa* habe ich Bilder beobachtet, die darauf hindeuten, daß die vordere Wucherung zumal als eine unmittelbare Fortsetzung des Medianfeldes nach vorn betrachtet werden kann (vgl. übrigens S. 11).

eine natürliche Erklärung, daß in dem betreffenden Wucherungsfeld keine Falten gebildet werden. Dasselbe trifft auch für das hintere Wucherungsfeld zu, dessen etwas verspätete Wucherung durch die Ausdehnung der Furchen (Falten) des Medianfeldes nach hinten in der einheitlichen Anlage des unteren Blattes eingerückt wird.

Nach den Angaben von Carrière und Bürger wird das Überwachsen des Medianfeldes am spätesten im Hinterteile desselben beendigt. Daneben besteht auch fortwährend eine Wucherung in den stark eingeengten Wucherungsfeldern der vorderen und hinteren Entodermanlage. Ähnliches habe ich auch bei *Vespa* beobachtet und meiner Auffassung nach erklärt. Diese beiden noch offenen Partien der Wucherungsfelder sind demgemäß noch nicht von dem definitiven Ectoderm bedeckt.

Ein etwas späteres Stadium als vorher ist in Fig. 7, Taf. I halbschematisch wiedergegeben. Das extraembryonale Blastoderm hat sich hier gänzlich von dem embryonalen losgemacht und sich zu einem Sack (*ser*) geschlossen; die Stelle, wo die Ränder des extraembryonalen Blastoderms sich am spätesten ventral begegneten, ist noch durch dichter liegende Zellen ausgezeichnet (*sv*); hier können wir an der Schnittreihe auch beobachten, daß beim Begegnen der Ränder des betreffenden Zellverbandes sich einzelne Zellen von demselben losmachen und außer- oder innerhalb der Serosa degenerieren und zugrunde gehen. Ähnliches findet auch an vereinzelten Stellen des Zellverbandes statt. Solche Zellelemente sind in der Fig. 7, 7*a* und 7*d*, *extz*, wiedergegeben. Sie haben jedoch an der Bildung des sich zu Serosa ausdehnenden Zellverbandes teilgenommen und können daher nicht ganz einwandfrei mit den bei den Ameisen vorkommenden Zellkomplexen verglichen werden, da die letzteren sich nie als Serosazellen konstituiert haben, obschon sie ebenfalls dem extraembryonalen Blastoderm zuzurechnen sind.

In der Dottermasse können wir zuerst wie in andern Embryonalstadien zahlreiche Dotterkerne beobachten. Dieselben sind teils in dem Innern des Dotters zerstreut und von einem Plasmahof umgeben, teils befinden sie sich an der Dotteroberfläche in der superficiellen Plasmaschicht eingebettet. Sie liegen hier entweder einzeln oder mehrere zusammen. In dem letzteren Fall ist die oberflächliche Plasmaschicht beträchtlich verdickt und enthält hier und da in den verdickten Stellen zahlreiche rundliche Vacuolen (Fig. 7, *dts*) (vgl. Fig. 11 Taf. II).

Dorsal schiebt sich die Dottermasse in einem Hügel empor, der noch nicht von Zellen des Embryos bedeckt ist. Die Bedeckung des

Rückens wird also in diesem Stadium noch nur von der serösen Hülle geliefert. Doch ist schon hier zu bemerken, daß die Randzellen des Embryos speziell vorn stark abgeplattet sind und in eine dünne Lamelle hervorschieben (Fig. 7, 7*a*, *b*, *d*, *e*, *pr*, Taf. I).

Dieses Plattenepithel dehnt sich in späteren Stadien von dem ganzen Rand des Embryos aus und wird zuletzt zu einem provisorischen Rücken des Embryos geschlossen, der am Ende der Embryonalentwicklung zugrunde geht. Wir finden also hier dieselben Verhältnisse wie bei den Ameisen wieder (Siehe näheres S. 22).

Der hügelartige Vorsprung der Dottermasse ist allem Anschein nach durch die starke Anhäufung von Zellen in dem Vorder- und Hinterteil des Embryos, die an den betreffenden Stellen einen Eindruck in dem Dotter bewirkt, hervorgerufen.

Die vordere Zellanhäufung (vordere Mitteldarmanlage [*ve*]) ist noch nicht scharf von dem nach hinten liegenden Mesoderm (*mes*) abgesetzt, d. h. die Differenzierung des unteren Blattes ist noch nicht zum Ende geführt. Die in der Nähe der Dotteroberfläche befindliche Partie der Anhäufung scheint stark aufgelockert zu sein und die Zellen derselben verbinden sich miteinander durch kürzere oder längere plasmatische Ausläufer (Fig. 7, 7 *a* und 7 *c*). Es wird dadurch wie ein Syncytium gebildet, da die Zellgrenzen hier nicht immer hervortreten. Möglicherweise deuten die Plasmaausläufer darauf hin, daß die zugehörigen Zellen oder Kerne in Bewegung sind. Wenigstens ist es deutlich, daß die Elemente der Anhäufung stark gegen den ectodermalen Vorderrand des Embryos geschoben werden (vgl. Fig. 7, 7*a* und 7 *b*, Taf. I.) Auf den betreffenden Abbildungen halten sie mit dem sich über die dorsale Dotteroberfläche ausdehnenden Ectodermrand (*pr*) gleichen Schritt. Dies ist der Anfang eines Überwachsungsprozesses von der vorderen und hinteren Zellanhäufung, der in einem etwas späteren Stadium vollendet wird und zur Folge hat, daß ein anfangs schmaler Medianstreifen der dorsalen Dotteroberfläche sich mit einer zusammenhängenden Anlage des Mitteldarmepithels bedeckt. Dieser Vorgang wird mit dem gleichzeitig erfolgenden provisorischen Rückenverschluß beendigt.

Die Zellen der vorderen Anhäufung, die sich dem Ectoderm des Embryos anschließen, entbehren dagegen der Plasmaausläufer, liegen dichter zusammen und sind voneinander scharf abgegrenzt.

Im Prinzip dieselben Verhältnisse wie in medianen finden wir auch in lateralen Sagittalschnitten, was aus der Fig. 7 *b*, Taf. I ersichtlich wird. Nur sind die lateralen Partien der vorderen Anhäufung

von dem nach hinten liegenden mesodermalen Zellverband durch eine große Lücke getrennt.

Die verschiedene Ausdehnung der vorderen Anhäufung an den Schnitten macht es deutlich, daß auch eine laterale Verschiebung der Zellelemente stattgefunden hat, die also, in diesem Stadium von einer medianen Anhäufung ausgehend, sich flügelartig dorso-polar über den Dotter verbreiten.

In dem Ectoderm, nach außen von den Zellen der Anhäufung, bemerken wir eine deutliche Einsenkung, die durch eine Einwanderung von Ectodermzellen hervorgerufen wird. Diese Einsenkung stellt die erste Anlage der Stomodäaleinstülpung dar und hat nichts mit den Zellen der Anhäufung zu tun. Im Vorderende des Embryos ist also die Bildung des unteren Blattes d. h. die Überwachsung der vorderen Anhäufung von den lateralen Ectodermfeldern beendigt.

Dasselbe trifft auch für die ganze Medianpartie des unteren Blattes zu, die zur Bildung des mittleren Keimblattes des Embryos bestimmt ist.

In diesem Abschnitt des unteren Blattes tritt eine Segmentierung deutlich zutage, indem die verschiedenen Ursegmente durch tiefe Spalten von einander getrennt sind. Dies ist aber noch nicht hinten in der Übergangszone des Mesoderms in der hinteren Zellanhäufung der Fall.

Die letztere übertrifft an Größe weit die vordere Anhäufung und, was vor allem wichtig ist, hat sich noch nicht völlig von dem definitiven Körperectoderm des Embryo losgemacht. Dies geht aus der Abbildung Fig. 7, 7 *d*, *wz*, Taf. I hervor. Die Zellen des ectodermalen Hinterrandes des Embryos haben sich ganz wie vorn und lateral in ein plattenförmiges Epithel umgewandelt, das sich nur eine kleine Strecke morphologisch nach hinten streckt (Fig. 7 *e*, *f*, *pr*, Taf. I).

Etwas nach innen von dem Rand des Plattenepithels ist der morphologische Hinterrand der Zellanhäufung zu sehen. Von hier aus können wir, morphologisch nach vorn, die scharf hervortretende Grenzlinie zwischen unterem Blatt und Ectoderm eine kleine Strecke beobachten. Dann hört — an dem medianen Sagittalschnitt 7 *d* studiert — die kleine Ectodermpartie, *ekt*, plötzlich auf und wir finden statt dieser, daß die hintere Anhäufung, *he*, hier gleichsam das Ectoderm durchbricht und sich mit ihren oberflächlichen Teilen am Niveau mit dem ringsum liegenden definitiven Ectoderm (*ekt*) befindet. Die hintere Anhäufung verhält sich also zu dem Ectoderm etwa wie der hügelartige Vorsprung des Dotters zum Embryo.

In der hinteren Anhäufung werden, wie es auch teilweise betreffs der vorderen der Fall war, plasmatische Ausläufer vermißt und die verschiedenen Zellen liegen fast überall in eine kompakte Masse vereinigt, indem nur hier und da Lücken in dem Zellverband zu sehen sind.

An lateralen Sagittalschnitten wird, wie vorn, allmählich die Zellanhäufung kleiner; zuletzt können wir an den am meisten lateral befindlichen Schnitten nur relativ wenige Zellen der Anhäufung beobachten, die von dem Hinterrand des Embryos mehr nach vorn gelegen sind. Auch die hintere Anhäufung breitet sich also in zwei flügelartige Bildungen lateral über die Dotteroberfläche aus, (Fig. 7 *f*, Taf. I.).

An den lateralen Sagittalschnitten tritt das Ectoderm als eine zusammenhängende und von der nach innen liegenden Anhäufung scharf abgegrenzte Schicht von cylindrischen Zellen hervor (Fig. 7 *e*, Taf. I). Das von der Oberfläche aus ersichtliche Wucherungsfeld stellt daher eine ovale Figur dar, deren Längsachse mit derjenigen des Embryos zusammenfällt. Durch Überwachsung vonseiten desEctoderms wird auch hier der letzte Rest der oberflächlichen Wucherung nach innen von dem Ectoderm versenkt, wodurch die Bildung des unteren Blattes beendigt ist. Dies trifft schon im nächsten Stadium der Embryonalentwicklung zu.

Das betreffende Stadium (Fig. 8, Taf. I) zeichnet sich durch mehrere bemerkenswerte Tatsachen aus. Das Ectoderm hat sich auch hinten über der hinteren Wucherung völlig geschlossen, wodurch das untere Blatt in der ganzen Länge als eine unter dem Ectoderm versenkte selbständige Bildung hervortritt[1]. Auch ist die provisorische Rückenhülle (*pr*) in der früher angegebenen Weise fertig gebildet, indem die plattgedrückten Randzellen des Embryos über die dorsale Partie der Dotteroberfläche hervorschieben. Diese Dorsalpartie wird dadurch immer kleiner, bis zuletzt die Verschließung zum Ende geführt ist. Das Embryo hat damit eine, wenn auch provisorische Rückendecke erhalten, in ähnlicher Weise, wie ich es für die Ameisen beschrieben habe.

Bei dem Überwachungsprozeß ist aber zu bemerken, daß derselbe zum größten Teil von dem Vorderrand des Embryos ausgeht, d. h. daß die Hinterpartie des Embryos nur mit verhältnismäßig wenigen Zellen an der Bildung der provisorischen Rückenhülle teilnimmt. Die Stelle, wo die Verschließung der Hülle zustande kommt, befindet sich daher an dem Punkt *v* der Fig. 8, Taf. I stark nach hinten geschoben.

[1] Die in der Figur ersichtliche Einsenkung des Ectoderms hat mit der Bildung des Proctodäums nichts zu tun, da dasselbe erst in einem späteren Stadium zum Vorschein kommt.

In demselben Maße, wie die Randzellen des Embryos sich über die Dotteroberfläche hervorschieben, dehnen sich auch die Wucherungen aus. Es sind somit vor allem die Zellen der vorderen Wucherung, die in diesem Stadium den Raum zwischen der provisorischen Rückenhülle, und der Dottermasse einnehmen, während dagegen die hintere Wucherung in Übereinstimmung mit der kleineren Ausdehnung der Randzellen des Ectoderms, nur wenige Zellen liefert.

Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, daß das Hervordringen der vorderen Wucherung durch sich amöboid bewegende Zellen derselben bewirkt wird; denn, wie schon oben hervorgehoben wurde, besteht eben die vordere Wucherung distal und zum großen Teil von aufgelockerten Zellen, die mit plasmatischen Ausläufern miteinander in Verbindung stehen und einen allgemeinen amöboiden Charakter besitzen.

Dasselbe Aussehen kommt auch den hervordringenden Wucherungszellen zu, während die hinten gelassenen keine Plasmaausläufer, sondern nur einen rundlichen Plasmaleib aufweisen und dichter aneinander liegen.

Die Begegnung der Zellen der beiden Wucherungen erfolgt etwas später als die der provisorischen Rückenhülle. Dies ist übrigens ganz natürlich, da, wie aus der Fig. 7 *d*—*f* hervorgeht, die Randzellen des Embryos hinten die der Wucherung etwas überschieben[1].

In demselben Stadium tritt gleichzeitig eine deutliche Differenzierung des unteren Blattes ein, indem wir von nun an mit Genauigkeit die Grenzen zwischen den beiden Wucherungen (*ve* und *he*) einerseits und dem Mesoderm (*mes*) anderseits feststellen können. Dies hat seinen Grund darin, daß die Zellen des Mesoderms sich deutlich in zwei Schichten angeordnet und von rundlichen in spindelförmige dunkler gefärbte Bildungen umgewandelt haben, während die Zellen der beiden Wucherungen ihr früheres Aussehen beibehalten.

Das Mesoderm (*mes*), von dem in der bekannten Weise sich die Ursegmente bilden stößt mit dem Vorderrand unmittelbar an den Hinterrand der vorderen Mitteldarmanlage und befindet sich in diesem Stadium etwas nach unten von der Stomodäaleinstülpung.

Die letztere ist in ihrer Entwicklung nur wenig vorgerückt; wie in dem früheren Stadium kann man bemerken, daß Ectodermzellen von der Oberfläche in die Tiefe geschoben werden; dies findet aber nicht überall in demselben Maße statt, wodurch die Stomodäal-

---

[1] Im Stadium Fig. 8, Taf. I, tritt diese noch offene Stelle in dem Zellverband deutlich hervor und ist durch den Buchstaben *v* bezeichnet.

anlage innen einen unregelmäßigen, zackenartigen Umriß erhält (Fig. 8, *stom*, Taf. I).

In den folgenden Stadien wird die Einwanderung der Zellen von dem blinden Ende der Stomodäalanlage beendigt (Fig. 9, Taf. II). Die Anlage wird dadurch nach innen scharf abgegrenzt und stellt von nun an eine verdickte Ectodermpartie dar, die von außen das deutlich ausgebildete Lumen aufweist, (Fig. 9 *stom*). Gleichzeitig treten in diesem ziemlich alten Stadium der Embryonalentwicklung einige bedeutungsvolle Veränderungen auf. Zuerst ist zu bemerken, daß wir Partien des mittleren Keimblattes nicht nur wie vorher hinten, sondern auch vor der Stomodäaleinstülpung begegnen (Fig. 9, *mes*). Der Grund hierzu liegt darin, daß das früher nur hinter der Stomodäaleinstülpung befindliche Mesoderm nach vorn und lateral von dem Stomodäum und der Entodermanlage in zwei Streifen hervorgeschoben hat und daß diese Streifen vor dem Stomodäum sich median begegnet haben. In dieser Weise finden wir an der letzten Stelle in medianen Sagittalschnitten eine Anhäufung von Mesodermzellen, die ein spindelförmiges Aussehen besitzen und sich dunkel färben. Sie liefern, wie wir später sehen werden, teils eine Partie der Mesodermbekleidung des Stomodäum, teils auch das Mesoderm der Oberlippe (vgl. Fig. 10, *mo*, Taf. II).

An derselben Fig. 9 ist die Hinterpartie der vorderen Entodermanlage, möglicherweise durch die in die Tiefe vordringende Stomodäaleinstülpung sehr viel schmäler als vorher geworden, speziell an der Stelle, wo das blinde Ende der Einstülpung der Dottermasse am nächsten liegt. Nach vorn nimmt die Entodermanlage wieder an Dicke zu, um zuletzt an der Dorsalfläche des Dotters noch einmal schmäler zu werden (Fig. 9, *ve*).

In der Hinterpartie des Embryos, sehr nahe an dem Hinterrand des Embryo, ist eine seichte Einsenkung zu sehen, die allem Anschein nach die erste Anlage der Proctodäaleinstülpung repräsentiert. Nach innen, zwischen derselben und dem Dotter, befindet sich eine etwas plattgedrückte Partie der hinteren Entodermanlage, deren größerer Teil übrigens morphologisch nach hinten geschoben ist. Diese hintere Entodermanlage steht dorsal mit der vorderen in unmittelbarer Verbindung. Im Prinzip finden wir somit am Proctodäum dieselben Verhältnisse wie am Stomodäum wieder.

Es bleibt uns noch übrig, auch Querschnitte durch einen Embryo von dem soeben beschriebenen Altersstadium etwas näher zu betrachten.

Es ist dann vorteilhaft, mit einem Querschnitte zu beginnen, der durch die Mitte des Embryonalkörpers gelegt ist. Wir finden ein solches in der Fig. 9 *f*, Taf. II wiedergegeben. An der Ventralseite des Querschnittes ist das Körperectoderm getroffen, dessen cylindrische Zellen lateral in ein ungemein dünnes Plattenepithel, den provisorischen Rückenverschluß (*pr*), übergehen. Der Rückenverschluß ist an dem betreffenden Querschnitt vollständig, d. h. überall als eine zusammenhängende Zellschicht zu verfolgen.

In dem ventralen Körperectoderm tritt median eine deutliche Verdünnung auf; dieselbe repräsentiert die Anlage des Mittelstranges und wird durch die lateral von der Medianlinie auftretende Ganglienanlage der Bauchganglienkette hervorgerufen.

Unmittelbar nach innen von dem ventralen Körperectoderm finden wir das in zwei Schichten deutlich angeordnete Mesoderm wieder; dem entsprechend ist der dorsale spaltenförmige Raum zwischen dem provisorischen Rückenverschluß des Ectoderms und der Dottermasse von einem haldmondförmigen Zellverband eingenommen; dieser letztere stellt das Entoderm, Anlage des Mitteldarmepithels, dar. Die Verbreitung desselben über die lateralen Partien des Dotters ist in diesem Stadium nur eine Strecke weit vorgeschritten; an der Oberfläche des Dotters bemerken wir, wie gewöhnlich, eine plasmatische Schicht mit zahlreichen Dotterkernen. Die letzteren sind vor allem dorsal und ventral zahlreich vorhanden, während sie lateral mehr spärlich auftreten.

Wenn wir von diesem Schnitte aus nach vorn in der Querschnittserie vorschreiten, begegnen wir zuerst nur Schnitten von prinzipiell demselben Aussehen. Dann beginnen die Schnitte auch die dorsal befindliche Vorderpartie des Embryo zu tangieren. In Fig. 9 *e* ist demgemäß die Anlage des späteren Protocerebrums als eine ziemlich dicke Ectodermpartie dorsal zu sehen. Die Ränder dieser letzteren verdünnen sich stark und gehen in das Plattenepithel des provisorischen Rückens unmittelbar über (*pr*).

Nach unten von der Anlage des Protocerebrums kommt wieder das Entoderm zum Vorschein. Dasselbe ist, wie in früheren Schnitten haldmondförmig, median etwas verdünnt und schiebt mit den Rändern eine Strecke weit über die Ränder des verdickten Ectoderms.

In den folgenden Schnitten tritt in der Ausbildung des Entoderms eine Veränderung auf, je nachdem wir uns der wenig hervortretenden Stomodäaleinstülpung nähern. Der Zellverband wird nämlich median

immer dicker, während die lateralen Partien sich verdünnen und stellenweise wie unterbrochen werden. Dies bedeutet, daß die lateralen Partien des Entoderms hier mit einem unregelmäßigen Rand endigen. Im Querschnitt Fig. 9 *c*, *ent*, können wir von dem lateralen Entoderm seitlich noch einige Zellen bemerken, die mit der median befindlichen Entodermanhäufung keine Verbindung aufweisen. Die Entodermanhäufung befindet sich unmittelbar vor der noch wenig entwickelten Stomodäaleinstülpung und ist lateral flügelartig von zwei Zellverbänden mit dunkel gefärbten Zellen umfaßt. (Fig. 9 *c*, *mes*, Taf. II.) Diese letzteren stellen diejenige Mesodermpartie dar, die sich von hinten lateral um die Stomodäaleinstülpung nach vorn in zwei Streifen ausdehnte und nach der medianen Begegnung vor der Einstülpung des Vorderdarmes dieselbe basal ringförmig umfaßt, wie es schon oben beschrieben wurde. Wir können an derselben Schnittserie demgemäß auch beobachten, daß an Schnitten, die mehr nach vorn gelegt sind, die beiden Mesodermflügel zwischen der medianen Entodermanhäufung und dem oberhalb liegenden Körperectoderm hervordringen und einander median begegnen. Dieses median und vor der Stomodäaleinstülpung liegende Mesoderm repräsentiert also wenigstens teilweise das Mesoderm der späteren Oberlippe (Fig. 9 *d*, *mes*).

In den folgenden Schnitten wird mit dem Auftreten der Stomodäaleinstülpung die mediane Entodermanhäufung immer dünner, um zuletzt unterhalb der Einstülpung zu verschwinden (Fig. 9 *b*). (Median sind noch einige Zellen der vorderen Entodermanlage zu sehen, *ve*). Wir finden dann an den übrigen Schnitten unter dem Körperectoderm nur Mesoderm, wie es aus der Fig. 9 *a*, Taf. II, hervorgeht.

Wenn wir uns dann den Verhältnissen am Hinterteil des Embryos zuwenden, so ist zuerst zu bemerken, daß das Entoderm hier einen sehr viel größeren Raum als vorn einnimmt. Dies wird z. B. durch die Fig. 9 *g*, Taf. II veranschaulicht. An der Figur finden wir wie sonst ventral das Körperectoderm und das in zwei Schichten angeordnete Mesoderm des Embryos. Das Ectoderm steht durch das Plattenepithel des provisorischen Rückenverschlusses mit dem dorsal getroffenen ectodermalen Hinterteil des Embryo in unmittelbarer Verbindung, ganz wie es in den Fig. 9 *c* und 9 *e* der Fall ist.

Zwischen dem dorsalen Ectoderm des Embryos und dem Dotter besteht eine große Spalte, die mit zahlreichen Zellen der hinteren Entodermanlage, *ent*, ausgefüllt ist. Die Zellen kommen speziell reichlich unter dem Körperectoderm vor. Von hier aus strecken sie sich lateral unter

dem provisorisorischen Rückenverschluß (*pr*) halbmondförmig nach unten und greifen auch über die ventrale Hälfte der Dottermasse als einen sich immer verdünnenden Zellverband[1].

Der Schnitt Fig. 9 *g* ist durch das in eine Spitze auslaufende Hinterende des Embryos gelegt.

An Schnitten näher dem Hinterpol des Eies wird das Körperectoderm breiter und erhält eine seichte Einsenkung, die Anlage des Proctodäums (Fig. 9 *h*, *proct*), während die laterale Ausdehnung des Entoderms rasch abnimmt. An der Figur ist auch eine andre Tatsache zu beobachten. Wir finden nämlich, daß hier der provisorische Rückenverschluß, *pr*, noch nicht bewerkstelligt ist. An zwei Stellen ist somit lateral der Dotter noch unbedeckt (*os*), indem die Ränder des Plattenepithels sich wohl jederseits genähert haben, ohne jedoch einander zu begegnen. Die Ränder der provisorischen Rückenbedeckung und die des Entoderm hören gleichzeitig auf, obschon ich jedoch Bilder gesehen habe, die darauf hindeuten, daß das Entoderm sich ein wenig mehr lateral ausdehnt als der Zellverband der provisorischen Rückenbedeckung.

Noch mehr nach hinten werden die Verhältnisse komplizierter, wie es vorn der Fall war, wenn die Schnitte die Übergangsstellen zwischen Ento- und Mesoderm zu treffen beginnen. Dann verschwindet das Entoderm allmählich median, wird aber lateral noch beibehalten, indem wir dasselbe in einigen Schnitten lateral von dem zweischichtigen Mesoderm als zwei wohl entwickelte Zellanhäufungen beobachten können.

Das Mesoderm tritt an den Schnitten zuerst lateral innerhalb des Körperectoderms auf und wird dadurch zwischen dem letzteren und dem hier noch sowohl median als lateral befindlichen Entoderm als zwei Haufen von dunkel gefärbten Zellen eingekeilt. An den folgenden Schnitten verschwindet wie oben erwähnt wurde, das median befindliche Entoderm, während gleichzeitig die mediane mesodermale Verbindung der beiden Anhäufungen sich bemerkbar macht.

In den lateralen Teilen des Mesoderms hat in diesem Stadium die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen begonnen, deren große helle Zellen jederseits als deutliche kugelförmige Bildungen hervortreten.

Weder lateral noch hinten von der Proctodäalanlage sind mesodermale Elemente zu entdecken. Die Ausdehnung des Mesoderms in zwei Streifen seitlich von dem Proctodäum und Begegnung derselben

---

[1] Die Hinterpartie dieses Embryos war an der dorsalen Oberfläche des Eies schräg orientiert, wodurch die Bilder asymmetrisch werden.

hinten und median hat somit hier noch nicht, wie am Stomodäum, stattgefunden.

In den letzteren Schnitten ist die provisorische Rückenbedeckung wieder vollständig und tritt wie in den Fig. 9 *c* und 9 *e* hervor. Daraus geht hervor, daß die von dem betreffenden Zellverband noch unbedeckte Dotterpartie jederseits lateral nur einen rundlichen Bezirk repräsentiert, der in der hinteren Krümmung des Embryos sich befindet.

In dem nächsten Stadium (Fig. 10, Taf. II), wo einige bedeutendere Abweichungen von früheren Verhältnissen auftreten, ist die Verlötung der provisorischen Rückenbedeckung zu Ende geführt. Die Stomo- und Proctodäaleinstülpungen sind stark vertieft, was anfangs besonders für die letztere gilt.

Gleichzeitig hat sich das Mitteldarmepithel erheblich verdünnt und erscheint an medianen Sagittalschnitten als ein schmaler Streifen von Entodermzellen, der immer dorsal von der Dottermasse gelegen ist und sich zwischen den Einstülpungen des Vorder- und Hinterdarms ausspannt. Die Verdünnung des Mitteldarmepithels steht hier mit der Ausdehnung desselben über die dorsolateralen Teile des Dotters im Zusammenhang. An dem medianen Sagittalschnitt (Fig. 10 u. 11, Taf. II) bemerken wir aber morphologisch hinter der Hinterdarmeinstülpung, daß hier eine dickere Ansammlung von Entodermzellen noch beibehalten ist, etwa an der Stelle, wo die Hinterdarmeinstülpung in die Tiefe dringt. Ähnliches ist auch an der Vorderdarmeinstülpung zu sehen, was speziell aus der vergrößerten Partie Fig. 10 *a* der Fig. 10 ohne weiteres hervorgeht. Morphologisch hinter bzw. vor den beiden Ectodermeinstülpungen tritt eine Verdünnung des Entoderms wieder ein, was, wie es scheint, von dem Druck der hervordringenden Ectodermpartien hervorgerufen wird.

Die Ränder dieses verdünnten Entodermstreifens sind nur eine kurze Strecke hinten bzw. vorn vorgerückt und hören dann scharf auf.

Wie es schon oben für ein früheres Stadium beschrieben wurde, ist der proximale Teil der Vorderdarmeinstülpung ringförmig von der Mesodermbekleidung umgeben, indem der ursprünglich hinten von dem Stomodäum liegende Mesodermabschnitt sich lateral vom Stomodäum nach vorn U-förmig ausdehnte und die beiden lateralen Mesodermstreifen einander vor der Vorderdarmeinstülpung median begegneten. Diese mediane Mesodermpartie (Mesoderm der Oberlippe, Fig. 10 und 10 *a*, *mo*, Taf. II) scheint in diesem Stadium mehr aufgelockert zu sein und schiebt in den Fig. 10 und 10 *a* einen kurzen Streifen nach unten, der zwischen

dem Ectoderm des Stomodäums und der verdickten Partie des Entoderms hervordringt. In dieser Weise wird hier die mesodermale Bekleidung des Stomodäums vervollständigt, während unten die frühere Lage des Meso- und Entoderms noch beibehalten ist, indem sie sich fast berühren. Unmittelbar unterhalb der Grenzlücke zwischen den beiden Keimblättern dringt ein plasmatischer Teil der Dotteroberfläche in eine Spitze vor, wo einige Dotterkerne eingebettet liegen (Fig. 10a).

An Sagittalschnitten lateral von der Medianlinie (Fig. 10*b*, Taf. II) endigt das Entoderm früher als vorher und stellt eine bald dünnere, bald dickere Zellschicht dar. Letzteres geht auch durch Beobachtungen an Querschnitten hervor. In diesen ist in dem Körperectoderm die Bauchganglienkette angelegt, während in den Cölomsäckchen eine deutliche Differenzierung stattgefunden hat. Wir finden demgemäß jederseits lateral, von der Dorsalpartie der Cölomsäckchen medianwärts ausgehend, eine kurze zungenförmige, dicke Lamelle, die die Anlage des visceralen Blattes der Säckchen repräsentiert (vgl. Fig. 12, *splm*). An der Übergangsstelle des letzteren in dem parietalen Blatt finden sich die Cardioblasten (*cbl*), die die lateralen Blutlacunen (*lbl*) von unten her begrenzen, während die mediane Begrenzung der Lacunen von dem Mitteldarmepithel (*mde*) geliefert wird. Dieses ist also in diesem Stadium über die größte Partie der Dotteroberfläche ausgedehnt und endigt an der Ursprungsstelle des visceralen Blattes.

Wenn wir uns dann den Verhältnissen am Hinterdarm des Embryos zuwenden, bemerken wir zuerst, daß die Hinterdarmeinstülpung nur ein wenig vorgerückt ist. Das blinde Ende derselben ist morphologisch nach hinten gerichtet und von der Dottermasse durch einen ziemlich dicken Streifen von Entodermzellen geschieden (Fig. 11, Taf. II).

Etwas nach vorn von der Einstülpung befindet sich das Mesoderm (*mes*), das unmittelbar an dem morphologischen Vorderrand des Entoderms stößt. Im Prinzip begegnen wir somit hier denselben Verhältnissen wie am Vorderdarm. Eine Ausnahme ist nur betreffs der mesodermalen Bekleidung des Hinterdarms vorhanden, indem die beiden die Hinterdarmeinstülpung u-förmig umfassenden Mesodermstreifen sich noch nicht hinter der Einstülpung median getroffen haben. Aus lateralen Sagittalschnitten (Fig. 11*a*, Taf. II) geht jedoch hervor, daß der Umwachsungsprozeß nahezu beendigt ist, indem morphologisch hinter der betreffenden Darmeinstülpung eine kleine Anhäufung von mesodermalen Elementen (*mes*) anzutreffen ist.

An derselben Figur bemerken wir außerdem, daß die zwischen

Ectoderm und Dottermasse ersichtliche Entodermpartie sich beträchtlich verdünnt hat und daß die letztere von dem morphologisch nach vorn liegenden Mesoderm eine Strecke weit geschieden ist. Vorn und hinten in der Hinterdarmeinstülpung dringen die beiden malpighischen Gefäße in die Tiefe hinein (*malph*); sie entbehren in diesem Stadium noch ihrer mesodermalen Bekleidung.

Im folgenden Stadium, das durch die Ausstülpungen an der Vorderwand des Stomodäums zur Anlage des Eingeweidenervensystems gekennzeichnet ist, werden die Stomo- und Proctodäaleinstülpungen stark vertieft. Gleichzeitig macht sich am blinden Ende der beiden Einstülpungen eine Wucherung der Ectodermzellen und Ausstoßung der letzteren deutlich bemerkbar.

Die betreffenden Ectodermzellen werden jedoch nicht von dem Boden des Stomo- und Proctodäums zusammen als eine selbständige Bildung abgelöst, sondern bleiben immer mit der Ursprungsstelle in Verbindung und befinden sich in dem Raum zwischen dem Entoderm und dem übrigen Teil der ectodermalen Darmabschnitte.

Außer durch die Wucherungen am Boden des Vorder- und Hinterdarmes zeichnet sich vorliegendes Stadium dadurch aus, daß das Mesoderm sich über den ganzen Embryo von der Medianlinie lateral zur Bildung der Cölomsäckchen gezogen hat. Eine Ausnahme finden wir nur vor und hinter dem Stomodäum und morphologisch vor dem Proctodäum, wo die zurückgelassenen Mesodermpartien zur mesodermalen Bekleidung der ectodermalen Darmabschnitte bestimmt sind.

Daneben sind auch der Medianlinie des Embryos entlang ziemlich zahlreiche Mesodermzellen zu sehen, die ein succulentes Aussehen besitzen. Sie stammen von dem medianen Streifen der Ursegmentplatten und stellen die Blutzellen des Embryos dar.

Ich möchte schon hier vorgreifend bemerken, daß die soeben erwähnten Wucherungen von dem Boden des Stomo- und Proctodäums von großem Interesse sein können, denn die Zellen derselben liefern eine Partie des Vorder- und Hinterdarmes, die bei dem ersteren denjenigen Teil des Darmkanals liefert, der als Proventriculus bekannt ist.

Von dem vorliegenden Stadium der Embryonalentwicklung ausgehend können wir die Entstehung des Proventriculus weiter unschwer verfolgen und im Zusammenhang mit den übrigen Veränderungen des Embryonalkörpers, speziell denjenigen des Darmkanals, besprechen.

Zuerst ist dann zu beobachten, daß durch eine Verkürzung des Embryos das Hinterende morphologisch nach vorn gerückt ist, wodurch nicht nur die Mundöffnung, sondern auch die Mündung des Enddarmes polar zu liegen kommen. Wie früher sind die blinden Enden der ectodermalen Darmeinstülpungen von dem Entoderm bedeckt, das überall den Charakter eines Cylinderepithels erhalten hat. An Querschnitten tritt dies besonders deutlich auf (Fig. 12, *mde*, Taf. II; wir können an dem betreffenden Querschnitt nicht nur die epitheliale Beschaffenheit des Entoderms beobachten, sondern auch, daß dasselbe sich etwas mehr als in dem früher beschriebenenEmbryonalstadium ventral verbreitet hat. Die Ränder desselben befinden sich nicht länger in der Nähe der Cardioblasten, sondern sind nach innen stark gebogen und liegen wie eine deutlich ersichtliche Schicht unmittelbar oberhalb der Lateralpartie des visceralen Blattes (*splm*).

Das viscerale Blatt ist ebenfalls gegen die Medianlinie gewachsen und hat sich gleichzeitig ziemlich verdünnt. Dasselbe Verhältnis finden wir prinzipiell auch an dem nächsten Querschnitt, der einem etwas älteren Embryo entnommen ist (Fig. 13, Taf. II). Sowohl das Mitteldarmepithel als das viscerale Blatt haben sich noch mehr gegen die Medianlinie ausgedehnt und das letztere an Dicke abgenommen. In demselben Maße beginnen die Zellschichten des epithelialen und visceralen Blattes des späteren Mitteldarmes eine mehr übereinstimmende Länge zu erreichen. Jedoch eilt das viscerale Blatt fast überall etwas voraus, so daß bei der Begegnung der beiden Blätter in der Medianlinie des Embryos die Verlötung der Ränder des visceralen Blattes zuerst erfolgt[1]. Dann tritt ähnliches etwas später auch für die Epithelschicht ein.

Die Verlötung findet zuerst nur in der Mittelpartie des Embryos statt, so daß vorn und hinten unterhalb der Anheftungsstellen des Vorder- und Hinterdarmes an dem Mitteldarmepithel die Dotteroberfläche noch eine Zeit lang unbedeckt ist. Dann erfolgt die Verschließung auch an diesen Stellen, wodurch der Mitteldarm des Embryos fertig gebildet wird[2].

Eine Erinnerung an die ventrale Verschließung des Mitteldarms

[1] Vorn und hinten in der unmittelbaren Nähe der blinden Enden des Stomo- und Proctodäums ist an einigen Querschnitten das viscerale Blatt zumal etwas kürzer als das epitheliale; dann werden sie gleich groß, um zuletzt das oben beschriebene Verhältnis aufzuweisen.

[2] Die Verschließung dieser noch offenen Partien erfolgt zuerst vorn und dann nach kurzer Zeit auch hinten.

ist noch in Fig. 14, Taf. II zu sehen und tritt als ein keilförmiger Vorsprung des Mitteldarmepithels gegen das Innere des Darmabschnittes vor. Demselben folgt, dicht angeschmiegt, das viscerale Blatt, das in diesem Stadium einen dünnen Zellverband mit sehr kleinen Zellkernen rings um das Mitteldarmepithel bildet. Die Ausdehnung des visceralen Blattes über die ganze Oberfläche des Mitteldarmepithels steht mit dem definitiven Rückenverschluß im Zusammenhang und erfolgt gleichzeitig mit demselben. Eine Ausnahme finden wir nur vorn und hinten an den Anheftungsstellen der ectodermalen Darmabschnitte an dem Mitteldarmepithel. Die blinden Enden derselben werden demgemäß nie von Mesoderm bekleidet.

Das Mitteldarmepithel ist von hohen dichtgedrängten Cylinderzellen aufgebaut, die je einen schwarzen, scharf abgegrenzten und gegen die innere Oberfläche verschobenen Kern besitzen; nach außen von den Kernen ist eine große Vacuole vorhanden (Fig. 14b, *mde*, Taf. II).

Außer dem keilförmigen Vorsprung des Mitteldarmepithels in der ventralen Medianlinie finden wir auch ein andres Verhältnis, das an die soeben erfolgte Verschließung erinnert. In allen späteren Stadien der Embryonalentwicklung ist eine bedeutende Zunahme der Dotterkerne in ihrer Anzahl zu beobachten. Sie finden sich wie früher in dem Innern des Dotters, besonders aber in der oberflächlichen Plasmaschicht des letzteren. Diese Plasmaschicht ist in zwei Partien differenziert. Nach außen befindet sich eine hellere Rindenschicht mit überwiegender Fädchenstruktur und ohne Kerne. Nach innen von derselben begegnet uns eine dunkler gefärbte Schicht, die die Reste von aufgelösten Dotterkugeln und vor allem eine große Menge von Dotterkernen enthält (Fig. 12, 13 und 14, Taf. II)[1]. Die Plasmaschicht nebst den Dotterkernen bilden somit, wie es auch CARRIÈRE und BÜRGER für *Chalicodoma* angegeben haben, eine provisorische Bedeckung der Dottermasse.

Die Fädchenstruktur ist vor allem ventral und median deutlich ausgeprägt. Die hier befindliche Partie der Plasmaschicht ist dicker als an übrigen Stellen und stülpt sich bei dem ventralen Verlöten des Mitteldarmepithels nach innen hervor, wodurch die in Fig. 14 und 14b wiedergegebene Bildung hervorgerufen wird[2]. Die letztere kommt an allen Querschnitten dieses Stadiums zum Vorschein.

---

[1] Die dunklere Farbe dieser Schicht rührt sicher von dem die Kerne umgebenden Plasma her.

[2] Eine verdickte Plasmapartie findet sich auch in der dorsalen Medianlinie.

In den folgenden Stadien schwindet die Einstülpung der Plasmarinde und die Dotterkerne unterliegen überall einer starken Degeneration, während gleichzeitig die Plasmaschicht an der Dotteroberfläche stark an Dicke zunimmt. Die Dotterkerne werden bei der Degeneration n dunkel gefärbte zerbröckelte Ballen umgewandelt[1].

Es bleibt uns noch übrig, die Mitteldarmbildung bei *Trachusa serratulae* zu besprechen. Leider habe ich durch Mangel an früheren Entwicklungsstadien, speziell an solchen, wo die Bildung der Keimblätter erfolgt, nicht die Entstehung der beiden Entodermanlagen studieren können. Ich habe jedoch entscheiden können, daß das embryonale Blastoderm sich nur an der Ventralseite der Dottermasse befindet und daß das untere Blatt, wenn fertig gebildet, als ein wohlentwickelter Zellverband mit einer starken vorderen und hinteren Wucherung auftritt. Zwischen den beiden Wucherungen und dem späteren Mesoderm des unteren Blattes habe ich nie eine Grenzlinie entdecken können.

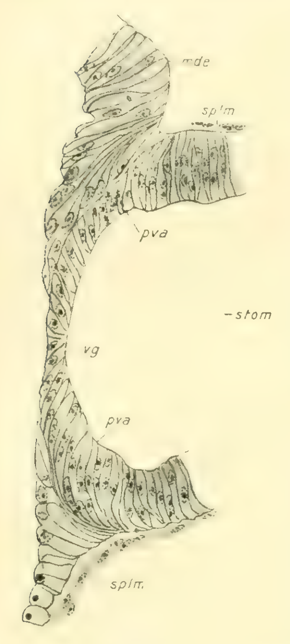
In dem Bereiche der vorderen Wucherung bildet sich wie bei *Vespa* im Ectoderm zuerst die Stomodäaleinstülpung aus. Dann beginnen die Zellen der Wucherungen sich über die Dotteroberfläche auszudehnen. Dabei ist zu bemerken, daß zuerst die Pole der Dottermasse von dem definitiven Entoderm bedeckt werden; von hier aus verbreitet sich das Entoderm von vorn und hinten über die lateralen Teile der Dotteroberfläche aus, ganz wie es Carrière und Bürger für *Chalicodoma* beschrieben haben, wobei die hintere Entodermanlage weitaus den größten Teil der Zellen liefert (etwa zwei Drittel der Dotteroberfläche).

In diesem Stadium besteht also das Entoderm aus zwei kuppelförmigen Teilen, die die beiden Pole der Dottermasse bedecken und von denen lateral von der Dottermasse zwei breite lamellenartige Streifen sich nach hinten, bzw. vorn ausdehnen. Unten strecken sich die lateralen Entodermfelder bald bis zu der Dorsalseite der Cölomsäckchen, die in gewöhnlicher Weise differenziert sind (vgl. Carrière und Bürger, Taf. XXII, Fig. 134 u. a). Oben dagegen scheint die Begegnung der Lateralfelder in der dorsalen Medianlinie mehr vorgeschritten zu sein, indem sich die Ränder viel mehr als ventral genähert haben.

Die dorsale Ausbreitung der Lateralfelder steht im Zusammenhang mit dem provisorischen Rückenverschluß, der bei *Trachusa* in einem sehr viel späteren Stadium der Embryonalentwicklung als bei *Vespa* zu Stande kommt.

[1] Überhaupt stellen die Wespeneier ein vortreffliches Material zum Studium der Dotterkerne und deren Degeneration dar.

Wie bei der letzteren Hymenoptere ist dabei zu bemerken, daß die Ectodermränder des Embryos den Rändern der Entodermfelder immer etwas vorauseilen, so daß die dorsale Begegnung der letzteren etwas verspätet erscheint. Ich habe auch stellenweise beobachten können, daß die Ränder der beiden Zellverbände, die immer dicht aneinander gedrückt sind, in die Dottermasse einwachsen, wodurch eine oberflächliche Dorsalpartie derselben nach außen von den Zellverbänden, zwischen diesen und der schon fertig gebildeten serösen Hülle zu liegen kommt. Dadurch erhalten wir im Prinzip ganz dasselbe Bild wie in Fig. 62 meiner Arbeit: »Embryologische Studien an Insekten«, was auf die richtige Interpretierung der beiden Zellverbände bei *Formica* hindeutet.



Textfig. IV.

Medianer Sagittalschnitt durch das blinde Ende des Stomodäums (*stom*) eines Vespenembryos. Die Bodenzellen des Stomodäums beginnen sich abzuplatten, um die vordere Grenzlamelle (*vg*) zu bilden. Oben und unten von der Grenzlamelle befindet sich die Anlage des Proventriculus, (*pva*), das Mitteldarmepithel (*mde*) hat sich von der Centralpartie des Stomodäalbodens gegen die Peripherie desselben gezogen; *splm*, Muskelschicht des Vorder- und Mitteldarmes, nur ventral vollständig.

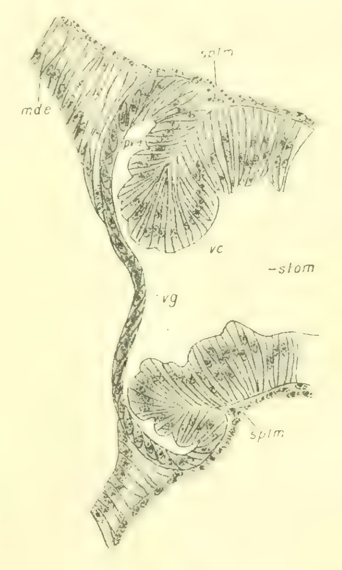
Beim Begegnen der Entodermränder in der ventralen Medianlinie wird dieselbe Bildung, wie ich sie für *Vespa* in Fig. 14 und 14 *b*, Taf. II dargestellt habe, auch bei *Trachusa* hervorgerufen. Bei *Trachusa* finden sich Dotterkerne in absolut größerer Anzahl massenhaft in die oberflächliche Dotterschicht eingebettet und unterliegen kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen unter denselben Erscheinungen, die für *Vespa* beschrieben wurden, einer deutlichen Degeneration.

Es bleibt uns noch übrig, die Entwicklungsvorgänge, die sich in späteren Stadien am Vorder- und Hinterdarm abspielen, zu besprechen. Diese bestehen anfangs hauptsächlich nur in einer starken Streckung in die Länge, was speziell für den Vorderdarm der Fall ist. Der letztere wird dadurch an dem Mitteldarmepithel mehr als vorher gedrückt, die Bodenzellen wandeln sich central in ein Plattenepithel um, während gleichzeitig die Zellen des Mitteldarmepithels an den gegenüberliegenden Stellen auseinanderweichen. Der Abschluß des Vorderdarmlumens gegen den Mitteldarm

wird also in einigen Stadien nur von den Bodenzellen des Vorderdarmes bewirkt (Textfig. IV *vg*).

An derselben Figur ist zu bemerken, daß die Muskelbekleidung der beiden Darmabschnitte ventral unmittelbar ineinander übergehen und daß dorsal am Mitteldarmepithel an medianen Sagittalschnitten überhaupt keine Muskelschicht zum Vorschein kommt, d. h. der definitive Rücken ist noch nicht fertig gebildet.

Eine direkte Kommunikation zwischen Vorder- und Mitteldarm findet erst gegen Ende der Embryonalzeit statt. Noch eine Zeit vor der Entstehung derselben machen sich in dem Vorderdarm einige Veränderungen bemerkbar, die zur definitiven Entwicklung desselben wenigstens während der Embryonalzeit führen.



Textfig. V.

Dasselbe wie in Textfig. IV eines älteren Wespenembryos. Die vordere Grenzlamelle (*vg*) tritt deutlicher hervor; an der Basis des Stomodäalbodens tritt eine Ringfalte hervor, wodurch die Valvula cardiaca (*vc*) gebildet wird. Muskelschicht (*splm*) dorsal fertig; *pva*. Proventrikelanlage.

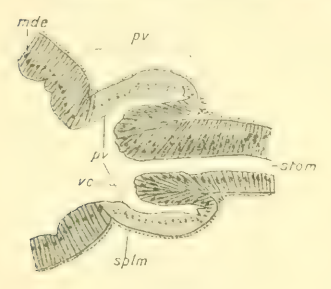
Die Veränderungen haben mit der Entwicklung des Proventriculus und der Valvula cardiaca zu tun und erfolgen prinzipell in derselben Weise wie bei den Ameisen.

Die distale Partie des Stomodäums, die an das Mitteldarmepithel stößt, wird demgemäß kuppelförmig aufgetrieben und gleichzeitig in ein dünnes Plattenepithel umgewandelt, das als vordere Grenzlamelle angesehen werden muß (Textfig V, *vg*).

Aus der Textfig. V geht auch das Vorhandensein einer Ringfalte an der Basis der kuppelförmigen Auftreibung hervor. Die beiden Blätter dieser Falte (Textfig. V, *vc*) sind nicht von der Muskelschicht des Stomodäums gestützt, sondern die letztere zieht sowohl dorsal als ventral über die Faltenbasis nach hinten bis zur Vereinigung mit der entsprechenden Schicht des Mitteldarmes hinweg. Die Ringfalte selbst stellt die als Valvula cardiaca bekannte Bildung dar und erhält innen wie auch die nach vorn befindlichen Teile des Vorderdarmes vier wiederum von keiner Muskelschicht gestützte Längsfalten, von denen eine dorsal, die drei übrigen ventral liegen.

In den späteren Embryonalstadien, wenn eine offene Kommuni-

kation zwischen Vorder- und Mitteldarm schon besteht, wird das Lumen des Vorderdarms durch Vergrößerung der Falten beträchtlich eingeengt. Die Ringfalte, Valvula cardiaca, ist nach hinten etwas in das Lumen des Mitteldarmes gedrungen, wird aber größtenteils von dem dieselbe ringförmig umfassenden Proventriculus umgeben. Der letztere stellt dadurch an Sagittalschnitten einen kurzen gebogenen Zellverband dar, der dorsal und ventral zwischen dem Außenblatt der Valvula cardiaca und dem Mitteldarmepithel eingeschaltet ist. Die Zellen desselben sind zwar cylindrisch wie diejenigen der beiden naheliegenden Zellschichten, unterscheiden sich aber ganz bestimmt von den Zellen des Mitteldarmepithels durch sehr viel kleinere und wie zerbröckelte Kerne und von den Zellen der V. cardiaca durch dunkler gefärbtes, homogenes Zellplasma und durch wenig hervortretende Zellgrenzen [Textfig. VI, *pv*; (vgl. Textfig. IV und V, *pva*)].



Textfig. VI.
Die Vorderpartie des Mitteldarmepithels (*mde*), der Proventriculus (*pv*) und die Valvula cardiaca (*vc*), nebst der Hinterpartie des Stomodäums (*stom*) einer Wespenlarve; *splm*, Muskelschicht.

Das verschiedene Aussehen der Proventrikelzellen bei *Vespa* habe ich auch bei den Ameisen *Formica* und *Camponotus* beobachtet, wodurch der Proventriculus den Charakter einer ganz selbständigen Bildung erhält. Derselbe gehört jedoch sicher dem Stomodäum an und ist also als ectodermal zu betrachten, wird aber bei den Ameisen, wie ich durch erneutes Studium festgestellt habe, durch eine frühzeitig erscheinende Wucherung an dem blinden Ende des Vorderdarmes angelegt[1].

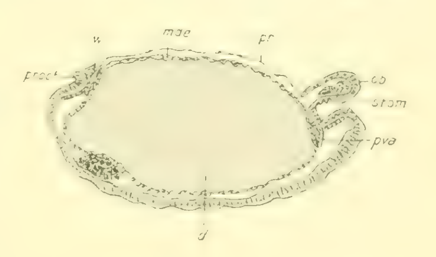
Textfig. VII, *pva*, zeigt die Lage der Wucherung eines *Formica sanguinea*-Embryos in einem Stadium, wo in der dorsalen Wand des Stomodäums das Eingeweidenervensystem als ectodermale Einstülpungen in Bildung begriffen ist.

Aus dem medianen Sagittalschnitt (Textfig. VII) geht hervor, daß die Wucherung etwas nach unten geschoben ist und hier zwischen dem Rest des Stomodäums und dem Mitteldarmepithel (*mde*) liegt. Die Details können wir an der Vergrößerung (Fig. 15, Taf. II) studieren.

[1] Tatsächlich handelt es sich nicht um eine Wucherung in eigentlichem Sinne mit Mitosen, sondern die »Wucherung« hat den Charakter einer Ausströmung der Ectodermzellen. Unten habe ich jedoch für die Menge dieser ausströmenden Zellen die Bezeichnung »Wucherung« angewandt.

Wie es scheint tritt die Wucherung als eine selbständige Bildung hervor, deren Zellen durch ihr succulentes Aussehen und helleres Plasma von den übrigen Ectodermzellen des Stomodäums wohl geschieden sind. Nach unten und, wenigstens andeutungsweise, auch nach oben sendet sie eine Lamelle über das Mitteldarmepithel aus. Dasselbe Bild erhalten wir ebenfalls an Schnitten, die mit der Ventral- oder Dorsalseite des Embryos parallel gelegt sind; daraus geht hervor, daß die Wucherung in der Tat wie ein Teller aussieht, dessen concave Oberfläche gegen das Mitteldarmepithel gerichtet und mit demselben verlötet ist.

In den folgenden Stadien dehnen sich die Ränder der tellerförmigen Wucherung allseitig etwas über das Mitteldarmepithel aus, wobei gleichzeitig die Zellen des Mitteldarmepithels auseinander weichen und die Ränder des in dieser Weise entstandenen Loches sich an den Rändern der Wucherung (Proventrikelanlage) befestigen. Dann erfolgt der Durchbruch der Proventrikelanlage wie der des Stomodäalbodens, während gleichzeitig die Ränder des Stomodäums nach hinten unter Bildung der Ringfalte der Valvula cardiaca in den Bereich des fertig gebildeten Proventriculus hervordringen.



Textfig. VII.

Medianer Sagittalschnitt eines Embryos von *Formica sanguinea* um die vordere und hintere Wucherung (*pra*, *w*) am Stomodäal- (*stom*) bzw. Proctodäalboden (*proct*) zu zeigen. Die vordere liefert den Proventriculus; *mde*, Mitteldarmepithel; *pr*, provisorischer Rückenverschluß; *ob*, Oberlippe.

Hierdurch wird binnen kurzer Zeit die definitive Entwicklung des Stomodäums erreicht (vgl. Textfig. VI bei *Vespa*).

Auch am Hinterdarm wird eine Wucherung in ähnlicher Weise gebildet (Textfig. VII, *w*) und von dem Boden des betreffenden Darmabschnittes abgelöst. Hier erfolgt jedoch während des Embryonallebens ein Durchbruch nur derart, daß die Ränder der Wucherung sich an den Rändern des Proctodäums befestigen, nachdem die Bodenzellen desselben auseinandergewichen sind. Etwas früher werden die Zellen des Mitteldarmepithels die nach innen von der Wucherung liegen plattgedrückt.

Auf die oben beschriebenen Verhältnisse bei den Ameisen gestützt, glaube ich nicht fehlzugehen, wenn ich auch bei *Vespa* homologe Bildungen erwarte. Als solche können nur diejenigen Wucherungen

in Betracht kommen, die, wie früher beschrieben wurde, an dem Boden des Stomo- und Proctodäums entstanden, ohne jedoch als selbständige Bildungen hervorzutreten. Hierin ergibt sich ein Unterschied zwischen den Verhältnissen, die uns bei den Ameisen begegneten, obschon derselbe jedoch keineswegs von prinzipieller Bedeutung ist.

Dagegen ergibt sich allem Anschein nach ein Unterschied in dem zeitlichen Auftreten der Wucherungen. Die Wucherung erfolgt bei *Vespa* in einem Stadium, wo in der Dorsalwand des Stomodäums die Einstülpungen zur Bildung des Eingeweidenervensystems erscheinen; sie ist sehr viel kleiner als diejenige der Ameisen und hat den Charakter einer Einwanderung (Fig. 16, *pva*, Taf. II). Bei den letzteren Hymenopteren gewinnt die Wucherung speziell vorn eine bedeutende Größe und erscheint sehr frühzeitig, etwa zur Zeit der Entstehung der Vorderdarmeinstülpung, als eine Ausströmung von Zellen aus dem Boden derselben, so daß die Stomodäaleinstülpung eben durch einen solchen Prozeß zu entstehen scheint. Ähnliches ist auch in den frühesten Stadien der Stomodäalentwicklung bei *Vespa* zu sehen, wo das Stomodäum anfangs durch eine Ausströmung von Ectodermzellen zum Vorschein kommt (vgl. Fig. 7a, Taf. I).

Naturgemäß können wir diese ausströmenden Zellen bei *Vespa* wenigstens Teilweise mit denjenigen der Wucherung der Ameisen als homolog betrachten, wodurch die bei *Vespa* später auftretende Wucherung nur den Anfang einer Differenzierung der Proventrikelanlage repräsentiert.

Ich habe den obenerwähnten Verhältnissen aus zwei Gründen meine Aufmerksamkeit besonders gewidmet, erstens weil die Natur dieser Wucherungen bei den Ameisen leicht den Anlaß zu einer fehlerhaften Interpretierung geben könnte, zweitens weil wir durch sie für die von Carrière und Bürger (97) für *Chalicodoma* gegebene Darstellung betreffs der Keimblätterbildung eine andre mit meiner Auffassung übereinstimmende Erklärung erhalten.

Was die erste Frage betrifft, können bei dem ersten Blick die bei den Ameisen erwähnten Wucherungen als Mitteldarmanlagen gedeutet werden, da sie hier als selbständige Bildungen auftreten; diese Annahme ist aber nicht haltbar, denn erstens läßt sich bei den Ameisen die Umwandlung der Wucherung in den Proventriculus vorn ohne Schwierigkeit verfolgen, zweitens ist, wie aus der Fig. 15, Taf. II hervorgeht, das Mitteldarmepithel (*mde*) schon frühzeitig fertig gebildet und zieht als eine zusammenhängende Schicht über die hintere bzw. vordere Oberfläche der Wucherungen (vgl. Textfig. VII, *mde*).

Zwar ist es nicht ausgeschlossen, daß, wie ich unten hervorgehoben habe, das Mitteldarmepithel bei den von mir untersuchten Ameisen nur provisorischer Natur ist, denn es ist mir nicht gelungen, bis jetzt eine vordere und hintere Mitteldarmanlage bei diesen Hymenopteren aufzufinden, obschon es sehr nahe liegt, ähnliche Verhältnisse wie bei *Vespa* zu erwarten. Wie es sich damit verhält, hoffe ich später bestimmt entscheiden zu können; nur will ich hier darauf aufmerksam machen, daß die Wucherung, die bei *Vespa* den Proventriculus bildet, nichts mit der vorderen Mitteldarmanlage zu tun hat und daß der Proventriculus bei *Vespa* und den Ameisen ganz dieselbe Bildung ist.

Nach den Angaben von Carrière und Bürger (97) für *Chalicodoma* über die Vereinigung des Vorder- und Mitteldarms erfolgt dieselbe prinzipiell in derselben Weise, wie es für *Vespa* beschrieben wurde. Dagegen scheint ein Proventriculus zu fehlen oder ist wenigstens nicht als eine gesonderte Partie des Vorderdarmes beobachtet worden.



Textfig. VIII.

Medianer Sagittalschnitt durch dieselben Darmpartien wie in Textfig. IV—VI eines *Trachusa*-Embryos; etwa entsprechend der Textfig. V.

Ob in der Tat auch bei *Chalicodoma* ein Proventriculus vorkommt oder nicht, habe ich durch Untersuchungen an der nahestehenden *Trachusa* zu ermitteln versucht.

Es erwies sich dabei, daß bei *Trachusa* ein Proventriculus in ganz derselben Weise wie bei *Vespa* gebildet wird.

Dies geht durch einen Vergleich der Textfig. V und VIII ohne weiteres hervor. Wie oben erwähnt wurde, stellt die erstere Figur die Proventrikelbildung eines Wespen-Embryos dar, während die letztere Figur die Proventrikelbildung eines *Trachusa*-Embryos repräsentiert. In Textfig. VIII bemerken wir sodann das wohlentwickelte Mitteldarmepithel (*mde*), dessen mesodermale Bekleidung (*splm*) dorsal schon fertig gebildet ist. Mehr nach vorn schiebt die Valvula cardiaca (*vc*) hervor, während zwischen der letzteren und dem Mitteldarmepithel die Proventrikelanlage (*pva*) eingeschaltet ist.

An dem medianen Sagittalschnitte (Textfig. VIII) ist die Proventrikelanlage oben und unten nur von wenigen Zellen repräsentiert,

die durch ein plasmatisches Membran, die vordere Grenzlamelle (*vg*) miteinander vereinigt werden. Die sehr dünne plasmatische Grenzlamelle ist durch Auseinanderweichen der Bodenzellen des Stomodäums gebildet und wird binnen kurzer Zeit durchbrochen, wodurch eine Kommunikation zwischen Vorder- und Mitteldarm entsteht. Nach innen von der in Textfig. VIII noch beibehaltenen Grenzlamelle finden sich in der Dotterperipherie eine Menge von Dotterkernen (*dk*).

Kurz vor dem Ausschlüpfen der Embryonen wird der endgültige Zustand im Vorderdarm erreicht, wodurch wir im Prinzip dieselben Verhältnisse wie bei *Vespa* in einem entsprechenden Stadium wiederfinden können.

Allein bei *Trachusa* ist der Proventriculus eine verhältnismäßig sehr kleine Bildung und besteht, an Sagittalschnitten studiert, nur aus wenigen Zellen; ich glaube daher, auf die Befunde bei *Trachusa* gestützt, daß auch bei *Chalicodoma* ein Proventriculus vorkommt, und daß derselbe bis jetzt übersehen wurde.

Um die Entstehung der Proventrikelanlage bei *Trachusa* und wohl dadurch auch bei *Chalicodoma* ermitteln zu können, habe ich ziemlich junge Embryonen der ersteren Hymenopterenart untersucht.

Wir begegnen hier betreffs der Proventrikelbildung denselben Verhältnissen wie bei *Vespa*, wie es aus der Fig. 17 hervorgeht (vgl. Fig. 16). Die Ausströmung der Zellen, (*pva*), von dem Stomodäalboden scheint jedoch bei *Trachusa* etwas lebhafter als bei *Vespa* zu sein und die Zellen stellen zusammen eine dreieckige Bildung dar, deren Spitze nach hinten gerichtet ist[1]. In beiden Abbildungen bemerkt man an der Dorsalwand des Stomodäums die Anlage des Ganglion frontale (*ggl fra*).

Hinsichtlich der zweiten Frage habe ich schon oben die Auffassung hervorgehoben, daß bei *Vespa* das untere Blatt als eine einheitliche Bildung zu betrachten ist, die das primäre Entoderm repräsentiert und durch Überwachsung entweder mit oder ohne Faltenbildung von dem primären Ectoderm (dem Blastoderm) abgeschnürt wird.

[1] Beim Vergleichen der Fig. 16 und 17 ist zu bemerken, daß bei *Trachusa* sowohl Stomo- als Proctodäaleinstülpung nahezu senkrecht zur Längsachse des Embryos orientiert sind, d. h. der Embryonalkörper befindet sich nur an der Ventralseite des Dotters und nicht wie bei *Vespa* über die beiden Polen desselben geschlagen. Auch findet sich in Fig. 16 der Vorderpol des Dotters rechts, in Fig. 17 dagegen links.

Das primäre Entoderm wird dann in der Mittelpartie des Embryos zum Mesoderm, vorn und hinten (polar) zu dem das Mitteldarmepithel liefernden sekundären (definitiven) Entoderm differenziert, während das noch oberflächliche Ectoderm (Blastoderm) nach Abschnürung des primären Entoderms das sekundäre (definitive) Ectoderm liefert.

Nach Carrière und Bürger sind dagegen bei *Chalicodoma* die vordere und hintere Wucherung sowie die des Medianfeldes als selbständige Bildungen zu betrachten. Die beiden ersteren (Mitteldarmanlagen) repräsentieren das Entoderm und sind, was speziell für die vordere angegeben wird, noch in Tätigkeit, wenn die Vorderdarmeinstülpung erscheint, wodurch die vordere Wucherung noch eine Zeit in dem blinden Ende des Vorderdarms im Gange ist. Meiner Auffassung gemäß glaube ich aber hervorheben zu können, daß eben diese Wucherung, die bei *Chalicodoma* an dem blinden Ende des Vorderdarms stattfindet, nicht einen Beitrag zu dem Entoderm des Embryos liefert, sondern nur für die Anlage des Proventriculus bestimmt ist.

Eine solche Auffassung können wir auch in der Arbeit Dickels (04) über die Bienenentwicklung finden, unter der Annahme, daß die hier beobachteten Vorgänge richtig gedeutet sind.

Es ist dann zu bemerken, daß bei der Biene die Bildung der vorderen Mitteldarmanlage durch eine deutliche Invagination nahe am Vorderpol auf der ventralen Seite des Eies stattfindet. Das Invaginationslumen hat, wie es Dickel hervorhebt, nichts mit der Stomodäaleinstülpung zu tun, denn erstens wird die invaginierte Zellpartie rasch durch Wucherung der Zellen in einen soliden Zellpfropfen umgewandelt, »der sich durch Gestalt und Tinktionsfähigkeit seiner Zellen scharf vom Ectoderm abhebt« (l. c. 501) und zweitens tritt die erste Anlage des Stomodäums erst viel später auf, wenn auch an derselben Stelle wie die Invagination.

Auch am Hinterpol des Eies nimmt Dickel die Entstehung der hier allerdings sehr viel kleineren hinteren Mitteldarmanlage durch Invagination an, obschon er eine Invagination in keinem Falle bestimmt nachweisen konnte. Diese hintere Mitteldarmanlage stellt einen kleinen Zellpfropf dar, der außen von einer Ectodermpartie bedeckt ist, wo sehr viel später das Proctodäum erscheint.

Zwischen den beiden Entodermpfropfen tritt nun das Mesoderm auf. An Querschnitten, die jedoch, wie ich glaube, einem allzu alten Ei entnommen sind, um wenigstens vorn ganz einwandfreie Resultate zu liefern, können wir ermitteln, daß die Versenkung der vorderen

Entodermanlage einfach durch Überwachsen vonseiten des Ectoderms stattfindet, in ganz ähnlicher Weise, wie ich es für *Vespa* gegen Carrière und Bürger beschrieben habe.

Für die sehr viel kleinere hintere Entodermanlage sind die Verhältnisse klarer, indem die Abbildungen Dickels unzweideutig lehren, daß die betreffende Anlage durch Überwachsen von Falten in die Tiefe versenkt wird, ganz in derselben Weise, die Carrière und Bürger für *Chalicodoma* und ich für *Vespa* hinsichtlich der Versenkung des Medianfeldes beobachtet haben.

Die Beziehungen zwischen Ento- und Mesoderm im Bienenei sind von Dickel folgendermaßen beschrieben: »Am Vorderpol entsteht das Mesoblast isoliert vom Entoblast und geht erst bei weiterer Entwicklung eine innigere Verbindung mit diesem ein. Am hinteren Pol dagegen greift das Entoblast direkt in den mesoblastischen Teil des Keimstreifens über« (l. c. 516, vgl. S. 18, Anm.).

Was mir unter den Resultaten Dickels vor allem wichtig erscheint, ist die Versenkung wenigstens einer der Mitteldarmanlagen durch Faltenbildung, da ich dadurch für die eigene Auffassung bei *Vespa* eine gute Stütze erhalte. Die Versenkung der zweiten Mitteldarmanlage braucht aber nicht, wie es Dickel meint, durch einen ähnlichen Prozeß stattzufinden; ich will hier jedoch noch einmal auf die Möglichkeit hinweisen, daß Dickel die beiden Pole des Eies verwechselt hat. Dies macht eine Vergleichung mit *Chalicodoma*, *Vespa* und *Trachusa* wahrscheinlich.

Bei den letzteren Hymenopteren ist die hintere Mitteldarmanlage viel größer als die vordere und liefert demgemäß etwa zwei Drittel des Mitteldarmepithels, während bis jetzt nur Dickel eine kleinere hintere Entodermanlage verteidigt; gegen diese Auffassung Dickels spricht aber, wenn ich Dickel richtig verstanden habe, seine Textfig. 4. Diese Textfigur zeigt aber eine kleinere vordere Entodermanlage, während dagegen die hintere sehr groß ist und im Prinzip ganz mit den Abbildungen von Carrière und Bürger übereinstimmt. Wie dem auch sei, verdanken wir Dickel den Beweis dafür, daß wenigstens die eine Entodermanlage durch Invagination entsteht und daß dadurch die Entstehung des späteren Stomodäums (und Proctodäums) in dem Ectoderm erfolgt.

Die Funde Dickels an der Biene haben also durch meine Untersuchungen an *Vespa* gegen die Auffassung Carrières und Bürgers eine Bestätigung erhalten.

Wenn wir uns dann den Angaben GRASSIS (84) über die Keimblätterbildung der Biene zuwenden, finden wir im ventralen Blastoderm des Eies zwei Furchen (solchetti), die das ventrale Blastoderm, wie bei *Chalicodoma* und *Vespa* in ein medianes und zwei laterale Felder teilen. Das Medianfeld macht sich von den Lateralfeldern los, sinkt in die Tiefe und wird von den Lateralfeldern überwachsen.

Das in dieser Weise freigemachte Medianfeld stellt das Mesoderm des Embryos dar und wird durch denselben Überwachsungsprozeß gebildet, den ich für die vordere und hintere Entodermwucherung bei *Vespa* beschrieben habe. Jedoch deuten einige der Abbildungen GRASSIS darauf hin, an daß auch bei *Apis* die Versenkung des Medianfeldes wenigstens in früheren Embryonalstadien von einer Faltenbildung begleitet wird, die dann, wie in der Hinterpartie des Medianfeldes bei *Vespa*, frühzeitig verloren geht, indem die beiden Blätter der Falten sich voneinander losmachen (vgl. GRASSI, Taf. X, Fig. 4, 7).

Hinsichtlich der Entstehung der vorderen Mitteldarmanlage bei der Biene sagt GRASSI folgendes: »Per tempissimo l'estremità anteriore del mesoderma (separatosi dall'ectoderma) comincia spostarsi e a crescere; .... ciò facendo il mesoderma in discorso viene a ripiegarsi a poco a poco verso il lato dorsale dell' estremità anteriore ...... Quando (e fors' anche un pò prima) è ridotto ad un semplice strato, dal destino a cui più tardi soggiace, siamo autorizzati a giudicarlo parte anteriore dell' entoderma; esso ha dunque origine tardiva (dopochè il mesoderma sta già sotto all' ectoderma) e deriva dal mesoderma« (l. c. 162).

In prinzipiell derselben Weise bildet sich auch nach GRASSI eine hintere Entodermanlage aus.

Wenn wir die Resultate der bisherigen Hymenopterenforscher betreffs der Keimblätterbildung zusammenfassen, sind es nur CARRIÈRE (90) und CARRIÈRE und BÜRGER (97), die für *Chalicodoma* eine von den übrigen Forschern prinzipiell verschiedene Auffassung verteidigen. Schon oben wurde aber hervorgehoben, daß DICKEL (04) für die Biene dargelegt hat, daß wenigstens die eine Entodermanlage durch eine deutliche Einstülpung entsteht, die nichts mit der erst später auftretenden Stomodäaleinstülpung zu tun hat. Eine Einstülpung ist aber notwendig mit einer Faltenbildung verbunden und die eingestülpte Zellmasse wird durch Begegnen der Falten und Lostrennen der beiden Blätter derselben von der Oberfläche abgeschnürt.

Die eingestülpte Zellpartie DICKELS entspricht sicher einer der

Mitteldarmanlagen GRASSIS, deren weitere Entwicklung zu einem Teil des Mitteldarmepithels von GRASSI verfolgt wurde.

Wir können dann mit Recht behaupten, daß beide Entodermanlagen bei der Biene, die ja miteinander homolog sind, in prinzipiell derselben Weise von dem Blastoderm abgelöst werden und daß von diesen beiden Anlagen allein das Mitteldarmepithel geliefert wird. Dagegen scheint es mir sehr zweifelhaft, daß, wie es für *Chalicodoma* angegeben ist, auch der Boden des Stomodäums Material zur vorderen Entodermanlage geben sollte, da die letztere und also auch (teilweise) das Mitteldarmepithel dadurch nicht nur vom Entoderm, sondern auch vom Ectoderm aufgebaut wird.

Ähnliches ist prinzipiell unter derselben Annahme auch für die vordere Entodermanlage selbst der Fall, denn die Wucherung der letzteren an sich müssen wir wohl als eine von dem Blastoderm scharf differenzierte Bildung betrachten, d. h. daß die Wucherung schon vor dem Ablösen von dem Blastoderm wenigstens die Anlage zur vorderen Anlage des Entoderms repräsentiert; demgemäß können wir nicht ohne weiteres annehmen, daß die oberflächlichen Zellen der Entodermwucherung wieder zum Ectoderm werden, während die nach innen befindlichen Entoderm liefern

Die Studien über die Entwicklungsvorgänge im Wespen-Ei, deren Resultate oben dargelegt worden sind, können natürlich nicht als vollständig betrachtet werden, da ich vor allem der Keimblätterfrage speziell hinsichtlich der Auffassungen, die sich für *Chalicodoma* vonseite CARRIÈRE und BÜRGER geltend gemacht haben, meine Aufmerksamkeit gewidmet habe und da außerdem die Ontogenese der Organsysteme mit derjenigen bei *Chalicodoma* und den Ameisen prinzipiell übereinstimmt. Meine Auffassung über die Entstehung des Mitteldarmepithels der Ameisen, das ich in meiner früheren Arbeit von dem unteren Blatt der ganzen Länge nach herleitete, habe ich somit für *Vespa* nicht bestätigen können. Ob in der Tat auch bei den Ameisen eine vordere und hintere Anlage des Mitteldarmepithels vorkommt, hoffe ich in einer Nachuntersuchung entscheiden zu können.

Stockholm, im Februar 1914.

Verzeichnis der speziell berücksichtigten Literatur.

CARRIÈRE (90), Die Entwicklung der Mauerbiene, Chalicodoma muraria, im Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV.

CARRIÈRE u. BÜRGER (97), Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene, Chalicodoma muraria, im Ei. Nova Acta Leop. Carol. Bd. LXIX.

DICKEL (04), Entwicklungsgeschichtliche Studien am Bienenei. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVII.

GRASSI (84), Intorno allo sviluppo delle Api nell'uovo. Atti Accad. Gioenia Scienze Nat. Catania. Vol. XVIII.

STRINDBERG (13), Einige Stadien der Embryonalentwicklung bei Myrmica rubra unter besonderer Berücksichtigung der sogenannten Entodermfrage. Zool. Anz. Bd. XLI.

— (13), Embryologische Studien an Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der für alle Figuren gültigen Bezeichnungen:

bd, Blastoderm;
blz, Blutzellen;
d, Dorsalseite;
dekt, definitives Ectoderm;
dk, Dotterkern;
dts, Dottersyncytium;
dt, Dotterballen;
d, Dorsalseite;
e, Eischale;
ekt, Ectoderm;
extb, extraembryonales Blastoderm;
fk, Fettkörper;
gd, Geschlechtsdrüsen;
ggl.abd, Abdominalganglien;
ggl.fra, Anlage des Ganglion frontale;
he, hintere Mitteldarmanlage;
hyp, Hypodermis;
lbl, laterale Blutlacunen;
m, Muskulatur;
malph, malpighische Gefäße;
mde, Mitteldarmepithel;
mes, Mesoderm;
ob, Oberlippe;
pr, provisorischer Rückenverschluß;
proct, Proctodäum;
pv, Proventriculus;
pva, Proventrikelanlage;
sa, Serosaanlage;
ser, Serosa;
st, Stigma;
stom, Stomodäum;
t, Trennungslinie;
tr, Tracheen;
ub, unteres Blatt;
vak, Vacuolen;
v, Ventralseite;
vc, Valvula cardiaca;
ve, vordere Mitteldarmanlage;
vg, vordere Grenzlamelle;
w, Wucherung von dem blinden Ende de Proctodäums;
wz, Wucherungszone.

Tafel I.

Fig. 1. Stück eines Sagittalschnittes durch ein Wespenei unmittelbar nach beendigter Blastodermbildung. *bd*, Blastoderm; *v*, ventral.

Fig. 2. Medianer Sagittalschnitt durch das untere Blatt eines Wespenembryos. *sa*, Serosaanlage; *ve*, *he*, vordere und hintere Entodermwucherung; *mf*, Medianwucherung.

Fig. 3. Medianer Sagittalschnitt durch das untere Blatt eines Wespenembryos; *dekt*, definitives Ectoderm; *t*, Trennungslinie zwischen dem embryonalen und extraembryonalen Blastoderm (*sa*); *e*, Eischale.

Fig. 4. Ein Wespenei von der Seite gesehen (etwas älteres Stadium als Fig. 3). *a—i*, verschiedene Querschnitte durch das Ei. Die Querschnitte sind im Taf. I, *a—i*, wiedergegeben.

Fig. 5. Anhäufung der Serosazellen (*ser*) vor der Degeneration derselben, dicht oberhalb des Kopfes. *hyp*, Hypodermis.

Fig. 6. Serosaanhäufung (*ser*) in Degeneration.

Fig. *a—i*. Verschiedene Querschnitte durch den in Fig. 4, Taf. I, abgebildeten Embryo, entsprechend den Buchstaben *a—i*.

Fig. 7. Medianer Sagittalschnitt durch einen Wespenembryo, wo sich die Ränder der Serosaanlage ventral begegnet haben (*ser*). Hinten ist die hintere Wucherung (*he*, *wz*), noch nicht vom Ectoderm überwachsen. *mes*, Mesoderm.

Fig. 7*a*. Die Vorderpartie des Embryos (Fig. 7) in Vergrößerung. *stom*, Stomodäum; *pr*, provisorischer Rückenverschluß des Embryos von den auswachsenden Randzellen desselben gebildet; *ve*, vordere Entodermwucherung.

Fig. 7*b*. Lateraler Sagittalschnitt durch denselben Embryo wie in Fig. 7, um die seitliche Ausdehnung der vorderen Entodermwucherung (*ve*) zu zeigen. *pr*, provisorischer Rückenverschluß.

Fig. 7*c*. Eine Partie der mit Ausläufern versehenen Zellen der vorderen Entodermwucherung in Fig. 7 und 7*a* in starker Vergrößerung.

Fig. 7*d*. Die Hinterpartie des Embryos (Fig. 7) in Vergrößerung. Das Wucherungsfeld (*wz*) der hinteren Entodermwucherung (*he*) ist noch nicht von dem Ectoderm überwachsen. Nur die oberflächliche Partie der Wucherung ist eingezeichnet.

Fig. 7*e* u. *f*. Laterale Sagittalschnitte durch die hintere Entodermwucherung in Fig. 7*d* gelegt, um die seitliche Ausdehnung der Wucherung unterhalb des Ectoderms zu zeigen.

Fig. 8. Medianer Sagittalschnitt durch einen Wespenembryo, wo der provisorische Rückenverschluß (*pr*) median fertig gebildet ist. Die vordere Entodermwucherung (*ve*) hat sich über die dorsale Dotteroberfläche etwa bis zu den morphologischen Hinterrand der hinteren Entodermwucherung (*he*) ausgedehnt, nur an dem Punkt *v* besteht noch eine offene Stelle an der Dotteroberfläche; *dts*, Dottersyncytium; *mes*, Mesoderm; *stom*, Stomodäum.

Tafel II.

Fig. 9. Medianer Sagittalschnitt durch die Vorderpartie eines Wespenembryos, etwas älter als derjenige in Fig. 8. Die vordere Entodermwucherung (*ve*) hat auch die in Fig. 8 befindliche offene Stelle *v* des Dotters bedeckt. *mes*, Mesoderm, auch vor dem Stomodäum (*stom*) ersichtlich.

Fig. 9*a—h*. Querschnitte durch ein Vespenembryo von demselben Stadium wie in Fig. 9; die seröse Hülle (*ser*) ist nur in den Fig. 9*a—d* gezeichnet; *ent*, Entoderm; *pr*, provisorischer Rückenverschluß, in Fig. 9*h* noch nicht geschlossen; *os*, offene Stellen in dem provisorischen Rückenverschluß. Fig. 9*d* eine vergrößerte

Medianpartie morphologisch vor der Stomodäaleinstülpung (*stom*). Entoderm (*ent*) hinten in den Fig. 9*g* und *h* stark entwickelt; *vak*, Vacuolen im Dotter.

Fig. 10. Medianer Sagittalschnitt eines Wespenembryos, etwas älter als Fig. 9.

Fig. 10*a* und 11. Die Stomodäal- bzw. Proctodäalpartie der Fig. 10 in Vergrößerung.

Fig. 10*b* und 11*a*. Dieselben Partien wie in Fig. 10*a* und 11, aber lateral von der Medianlinie, um speziell die Ausdehnung des Mesoderms (*mes*) um die beiden Darmeinstülpungen zu zeigen.

Fig. 12. Querschnitt durch einen Vespenembryo, um die Ausdehnung des Mitteldarmepithels (*mde*) ventral zu zeigen; *splm*, Muskelschicht des späteren Mitteldarmes; *dk*, Dotterkerne nebst Plasma, ein Syncytium um den Dotter bildend (provisorischer Mitteldarm).

Fig. 13. Dasselbe wie in Fig. 12 aber in einem vorgeschritteneren Stadium.

Fig. 14. Dasselbe wie in Fig. 12 aber nach der Verschließung des Mitteldarmes.

Fig. 14*b*. Die bei der Verschließung des Mitteldarmes in der ventralen Medianlinie hervorgerufene Einstülpung der oberflächlichen Plasmaschicht des Dotters in Vergrößerung.

Fig. 15. Vorderpartie eines medianen Sagittalschnittes durch einen Embryo von *Formica sanguinea*, um die Proventrikelanlage (*pva*) zu zeigen. *ggl.fra*, Anlage des Ganglion frontale.

Fig. 16. Die Zellausströmung (*pva*) von dem Stomodäalboden eines Wespenembryos, wie Fig. 15 in einem Stadium, wo das Ganglion frontale (*gglfra*) in Bildung begriffen ist.

Fig. 17. Dasselbe wie in Fig. 15 und 16 bei einem *Trachusa*-Embryo.

Studien über das Gliagewebe der Mollusken.

II. Teil.

Cephalopoda.

Von

A. W. Jakubski.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität in Lemberg.)

Mit Tafel III und IV.

Während die Gruppe der Gastropoda seit langer Zeit zum Boden reger histologischer Arbeiten wurde, blieb diejenige der Cephalopoden von den Histologen bis in die neueste Zeit so gut wie unerforscht. Abgesehen von den Arbeiten, die schon längst infolge der damaligen primitiven Untersuchungsmethoden (Chéron[1] [1866], Owsjannikow und Kowalewsky[2] [1867], Stieda[3] [1874]) veraltet sind oder rein groben vergleichend anatomisch-topographischen Zwecken dienten (Ihering[4] [1877], Dietl[5] [1878], Hillig[6] [1912], welche Befunde an entsprechenden Stellen berücksichtigt werden), hat bis jetzt das Nervensystem der

[1] J. Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Ann. d. sc.Nat. S. V. T. V.

[2] Owsjannikow und Kowalewsky, Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mém. d. l'acad. Imp. d. Sc. d. St. Pétersbourg. S. VII. T. XI.

[3] L. Stieda, Studien über den Bau der Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 24.

[4] v. Ihering, Vgl. Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877.

[5] M. J. Dietl, Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere, I. Abt. (Cephalopoden, Tethys). Sitzber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. I. Abt. 1878.

[6] R. Hillig, Das Nervensystem von Sepia officinalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 101. 1912.

uns beschäftigenden Gruppe (*Opticus ganglion* ausgenommen) nur zwei histologische Bearbeitungen gefunden[1].

Beiden letztgenannten Forschern lag es an der Kenntnisnahme der cytologischen Prinzipien, indem beide bestrebt waren, die Einzelheiten des plasmatischen Aufbaues und der Zusammensetzung der Ganglienzellen möglichst vielseitig mit verschiedenen, heute gebräuchlichen Mitteln und Methoden näher zu untersuchen. Es erwies sich aber, daß die mittels verschiedener Methoden gewonnenen Strukturen der Nervenelemente bei den Cephalopoden im einheitlichen Lichte erscheinen zu lassen, viel schwieriger wie sonst erscheint.

Speziell richten sich diese Worte an GARIAEFF, der als erster ein ganz neues unbekanntes Feld betrat und manches, was übrigens nicht wundern soll, irrtümlich beobachtete und mit verschiedenen Methoden Gewonnenes nicht richtig zusammenzubringen vermochte. Manches davon, was speziell die intraplasmatischen Strukturen der Ganglienzellen anbelangt, hat seinerzeit WEIGL[2] diskutiert und richtig beurteilt. Da sich aber WEIGL nur mit der Struktur der Ganglienzellen beschäftigte und auch GARIAEFF nur andeutungsweise den Boden der Nervenzellen verließ, so harrt bis jetzt jede Kenntnis aller übrigen Bestandteile des Nervensystems außerhalb der Ganglienzellen wie auch außerhalb der ganzen Ganglienzellenschicht als offene Frage.

Ich bin zwar bewußt der mannigfachen Schwierigkeiten, die sich beim Studium der Cephalopodenglia anhäufen, trotzdem trete ich zur Darstellung der Befunde, die mir mittels moderner Hilfsmittel zuteil wurden[3].

Als Untersuchungsobjekte dienten mir *Sepia*, *Octopus*, *Eledone*, *Loligo* und *Sepiola*. Von einer genaueren vergleichend-systematischen Übersicht der Gliaausbildung bei den genannten Arten muß ich absehen, da ich mehr den verschiedenen histologischen Methoden meine Aufmerksamkeit schenkte, ohne die Einzelheiten, die einzelne Arten von einander unterscheiden, näher zu berücksichtigen.

In der Anwendung derjenigen Methoden, die mir beim Studium der Glia bei den Schnecken und Acephalen viel geleistet haben, habe

[1] WL. GARIAEFF, Zur Histologie des centralen Nervensystems der Cephalopoden. I. Subösophagealganglienmasse von Octopus vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII. 1909.

[2] R. WEIGL, Über den GOLGI-KOPschen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Bull. d. l'Acad. d. Sc. d. Cracovie. 1910.

[3] Vorliegende Arbeit, die als Fortsetzung meiner weiter geplanten Studien über das Gliagewebe der Wirbellosen erscheint, wurde technisch schon vor 5 Jahren fertiggebracht.

ich hier, wie oben hervorgehoben, mit großen technischen Schwierigkeiten zu kämpfen gehabt. Ich gedenke hier der WEIGERTschen Gliafärbungsmethode, die mich bei den Cephalopoden schlechthin im Stich ließ. Auch zur Herstellung frischer Präparate habe ich inzwischen fast gar keine Gelegenheit gehabt, da die uns nach Lemberg von der Zoologischen Station in Triest zugeschickten Gehirnkapseln, die in der Medianlinie halbiert und in Formol konserviert waren, weitere Bearbeitung nur mit gewissen Methoden erlaubten; dabei erwies sich auch die letztgenannte Konservierungsmethode teilweise für feinere histologische Zwecke unbrauchbar. Ich mußte mich also außer den schon früher von mir mit gutem Erfolg angewandten Methoden[1] mit Methoden behelfen, die solche grobe Formolkonservierung ziemlich schadlos zulassen (BIELSCHOWSKYS und CAJALS Methoden).

Die Ganglienzellenschicht.

Die verwickelte Natur der Glia offenbart sich in ganzer Fülle schon in der Rindenschicht des gesamten Nervensystems. Anstatt einzelne Ganglien Schritt für Schritt behufs der Gliaausbildung topographisch zu schildern, will ich solche Gegenden, die annähernd dieselbe Gliaausbildung aufweisen, in Kategorien einteilen, um zu versuchen, dieselben kurz zu charakterisieren. Wie früher bei den Gastropoden, werde ich mich der Größe der Ganglienzellen als Kriterium bedienen, weil mit der Größe der Nervenelemente die Ausbildungsweise und die Reichhaltigkeit des Gliagewebes im innigen Zusammenhange steht.

Es ist eine schon längst bekannte Tatsache (STIEDA, CHÉRON, DIETL), daß nicht nur einzelne Territorien des Centralnervensystems aus Ganglienzellen von verschiedener Größe bestehen, sondern auch in der Regel in derselben Gegend der Ganglienrinde verschieden große Ganglienzellen vorkommen, die so geordnet erscheinen, daß die größten von ihnen die äußerste Lage der Zellenrinde behalten, je näher der Centralfasermasse desto kleiner werden sie, bis die innerste Schicht der Ganglienzellen zugleich aus den kleinsten Elementen besteht. Diese charakteristische Aneinanderlagerung von den größten bis zu ganz kleinen Zellen finden wir am besten in den Mantelganglien ausgeprägt; ähnlich verhält sich auch die Ganglienzellenrinde der ganzen Subösophagealganglienmasse, obwohl hier der Typus der größten Zellen fehlt; in allen Teilganglien der Supraösophagealmasse dagegen, das vorderste Ganglion (Lobus supraoesophagealis) ausgenommen, das

[1] A. W. JAKUBSKI, Untersuchungen über das Gliagewebe der Mollusken. I. Teil. Lamellibranchiata und Gastropoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. 1913.

vollkommen der Unterschlundmasse in dieser Hinsicht ähnelt, werden fast ausschließlich kleine, runde Ganglienzellen mit dünnem Plasmabelage und von konstanter Größe zum herrschenden Typus. Es gibt aber auch Zellterritorien, die anscheinend jedes Plasmabelages entbehren.

Es wären demnach drei Kategorien von Ganglienzellterritorien zu unterscheiden: 1. Gegenden (Mantelganglion und alle Unterschlundganglien), wo große Ganglienzellen vorkommen. 2. Regionen (das eigentliche Gehirn, seinen vordersten Teil: den Oberschlundlappen ausgenommen), wo mittelgroße Zellen als üblicher Typus herrschen und 3. Ganglien (Augenganglion), in denen anscheinend plasmalose Ganglienzellen fast ausschließlich auftreten.

In jedem solcher Ganglienzellterritorien wird die Ausbildung der Gliazellen von der Gestalt und Größe der Ganglienzellen beeinflußt. Hier kann ich schon bemerken, daß die territorielle Ausbreitung des Gliagewebes und seine Stärke in hohem Grade auch von der Anwesenheit und der Verlaufsweise der Blutgefäße beeinflußt wird.

Was die Ausbildung der Glia im Ganglienzellinnern anbetrifft, so fand schon eine gewisse Berichtigung der Befunde Gariaeffs seitens Weigl statt. Hier möchte ich aber diese Kritik weiterführen, woraus sich zeigen wird, daß Gariaeff nicht nur verschiedene fibrilläre Strukturen von verschiedener Herkunft und Bedeutung unvorsichtig zusammengeworfen und das Einheitliche als zu fremden Strukturgruppen gehörend gedeutet hat, daß aber auch seine ganze Auffassung von den nichtfibrillären Strukturen auf irriger Grundlage beruhe.

Am besten bedienen wir uns der Worte des Verfassers selbst. »Das Plasma der Nervenzellen von *Octopus vulgaris* zerfällt in zwei Schichten: *a*) das Endoplasma und *b*) Exoplasma, eine ganz durchsichtige, homogene Flüssigkeit (?), welche sehr schwer färbbar ist«. »Jede Ganglienzelle von *Octopus vulgaris* wird von einer sehr dicken Schicht von Hüllgewebe umgeben. Alle Hohlräume dieses Hüllgewebes sind von Exoplasma erfüllt«. »Im Endoplasma befinden sich die Saftkanälchen. Das Exoplasma tritt in sie ein und tritt in Kommunikation mit dem Exoplasma, welches sich auf der Peripherie und in den Gliagewebshohlräumen befindet.«

Unverständigerweise identifiziert Gariaeff die äußere Schicht der Ganglienzellen mit der »intercellularen Lymphflüssigkeit Holmgrens«, d. h. mit der gliösen Füllmasse und auf Grund dieser irrigen Auffassung baut er seine weitere Ausarbeitung der feineren Einzelheiten. Schon Weigl hat hingewiesen, daß bloß der in diesem Falle nicht entsprechenden Konservierung (Flemmingsche Lösung) dies zu-

zuschreiben ist. »An diesen Bildern — sagt WEIGL — ist es nicht nur unmöglich, die Zellgrenzen zu bestimmen, sondern es fällt auch schwer, zu entscheiden, welche Partie der Zelle dem Endoplasma[1] zuzurechnen ist und was schon dem Hüllgewebe angehört.«

Besser als mit Worten kann man diese Sachlage auf den Figuren erklären. Fig. 1 stellt uns das ideale, nach den Bildern und dem Text der GARIAEFFschen Abhandlung von mir entworfene Schema dar, Fig. 2 dagegen soll ein von mir verteidigtes Grundschema vom Typus der großen Cephalopodennervenzelle repräsentieren. Als Erläuterung dazu möchte ich folgendes hinzufügen.

Lassen wir vorläufig die fibrilläre Struktur beiseite und beobachten wir zuerst die nichtfibrillären Bestandteile. Aus beiden Bildern ist leicht das rings um den Kern befindliche, dunkler gefärbte Endoplasma und die helle Rindenschicht, das Exoplasma, zu ersehen. So viel ist beiden Schemen gemeinsam.

Während aber nach meiner Auffassung das Exoplasma der Nervenzellen nach allen von mir angewandten Methoden scharf vom Gliagewebe nach außen umgrenzt ist, zieht es sich nach der GARIAEFFschen Meinung weiter nach außen, alle Lücken des von GARIAEFF genannten Hüllgewebes ausfüllend. Dieser letzterwähnte Umstand hätte als natürliche Folge, daß das »flüssige« Exoplasma aller Ganglienzellen in jedem Ganglionbezirk zusammenfließend, ein kontinuierliches Syncytium bilden müßte. Da auch der Achsenfortsatz nur vom Exoplasma aufgebaut ist und im Neuropil ein anderes Syncytialsystem bildet, so müßte als logische Schlußfolgerung der GARIAEFFschen Auffassung die Notwendigkeit erscheinen, zwei unabhängig voneinander auftretende Syncytialsysteme der nervösen Substanz: des ersten in der Ganglienzellenlage und des andern im Neuropil anzunehmen.

So weit will ich mich nicht einlassen, ich will nur betonen, daß wir keine histologische Grundlage zu einer solchen Auffassung des Exoplasmas besitzen, vielmehr der ganze Plasmaleib, s. str. Exoplasma von außen her scharf von dem Gliagewebe umgrenzt ist. Dieses Gliagewebe bildet rings um die Ganglienzellen eine zusammenhängende Hülle, die alle Lücken, so weit sie nicht von den Blutgefäßen eingenommen sind, ausfüllt, wie dies aus den nach der BIELSCHOWSKYschen Methode angefertigten Präparaten leicht zu ersehen ist.

Ebenso muß, was die Einwucherungen des Gliagewebes in das Nervenzellinnere (HOLMGRENS Trophospongiumnetz) anbelangt, die An-

[1] Soll heißen Exoplasma.

schauung von Gariaeff als irreführend angesehen werden. Daß das Exoplasma nicht nur in den großen, aber auch in den kleinen Zellen nicht immer seine äußere Lage behält, daß es sich manchmal in die näher dem Kerne gelegenen Zellpartien hineinzwängt, indem es die endoplasmatische Schicht in breiteren oder engeren Zügen durchsetzt, ist eine längst allbekannte Tatsache; ja es kommt oft vor, daß dicht rings um den Kern ein anderer, vom Exoplasma gebildeter Mantel zu liegen kommt. Und eben diese Exoplasmaeinwüchse sollen uns nach Gariaeffs Meinung (siehe Fig. 1) Saftkanälchen repräsentieren; erst von außen her sollen sich ihnen Gliakerne und Gliafibrillen beigesellen.

Der wahre Sachverhalt ist aber ein andrer. Der ganze autogene Bau des Nervenzellplasmas hat nichts mit den fremden Elementen zu tun, mit den Elementen, die von außen her in das Zellinnere hineinwachsen und ebenfalls die exoplasmatische Schicht (was ich ausdrücklich gegen Gariaeff betone), wie das Endoplasma durchwachsen und dieser Umstand schließt jede Möglichkeit der Homologisierung der Gariaeffschen Befunde mit den Holmgrenschen Gebilden aus. Im Gegenteil, die Gliaeinwucherungen, die allein (ohne Exoplasma) dieses Trophospongiumnetz entstehen lassen, verbreiten sich hauptsächlich auf die exoplasmatische Zone des Nervenzellkörpers, was schon von vornherein zu hoffen war, weil alle kürzeren Gliaeinwüchse bis zum Endoplama kaum heranreichen und nur die stärksten unter ihnen die nahe dem Kern gelegenen Centralpartien des Endoplasmas nicht verschonen.

Diese Einwüchse sind (Fig. 2) so stark entwickelt, daß wir berechtigt sind anzunehmen, daß in die Ganglienzellen nicht einzelne Gliazellen hineinwachsen, sondern daß wir hier mit den Einwüchsen ganzer Gliagewebspartien zu tun haben, die im allgemeinen dieselbe Struktur und Zusammensetzung wie außerhalb des Nervenplasmaleibes bewahren (worüber weiter unten). Wie uns die nach meinem Präparat in der Weiglschen Arbeit abgebildete Aufnahme (Fig. 5, *l. c.*), wie auch die hier beigefügte Fig. 3 zeigen[1], ziehen sich durch das Ganglienzellplasma dunkle, solide Stränge, die sich reichlich in den verdickten Knotenpunkten verästeln, dabei hauptsächlich auf das Exoplasma beschränkt sind und hier ein unregelmäßig gestaltetes Netz eingehen. Auf den tangential durch den Schnitt getroffenen Zellen (Fig. 3 links) wird auch

[1] Die Zerspaltung des Präparates (Fig. 3) beeinflußt nicht im mindesten die Güte der Konservierung und der Imprägnation. Sie entsteht nur am Rande des Gewebsstückes wahrscheinlich als Einwirkung der reduzierenden ammoniakalischen Lösung.

das Netz in seiner Flächenausdehnung sichtbar. Noch besser belehrt uns dessen die halbschematische Abbildung (Fig. 2), wo die Verlaufsweise der Gliaeinwüchse nach den Umrissen naturgetreu wiedergegeben wurde.

Auch die fibrilläre Struktur des Gliagewebes hat GARIAEFF nicht richtig beurteilt. Das von ihm genannte Kontakt- oder Leitungsnetz ist keineswegs ein solches (in Fig. 1 rot eingetragen), sondern es ist ein rein fibrillärer Komponent des Gliagewebes, welches mit einem Isoliermantel die Ganglienzellen allseitig umgibt; zweitens die von GARIAEFF mittels der BIELSCHOWSKYschen Methode dargebrachten und abgebildeten, netzartigen Geflechte, die nach ihm die in die Ganglienzellen hineingewachsene Glia darstellen sollen, sind ganz anders zu deuten. Nach WEIGLS Untersuchungen, denen ich beistimmen kann, repräsentieren sie das autogene, endocelluläre nervöse Fibrillennetz; sie gehören zu derjenigen Strukturart, die sich mittels der CAJALschen und der JORISschen Methode (nach GARIAEFF) als ein echtes Nervenfibrillengitter entschleiert.

Es gibt also nicht, wie GARIAEFF will, zwei Arten von pericellulären Netzen (Fig. 1), von denen uns das erste das Glianetz und das andre das nervöse Kontaktnetz, »welches von den Fibrillen der Achsenfortsätze, welche aus der Punktsubstanz an die Peripherie der gleichartigen Neuronen zurückkehren, gebildet ist«, repräsentieren soll, sondern die Ganglienzellen sind (Fig. 2) ringsum nur mit einem körbchenartigen Mantel des Gliagewebes umgeben, von dem einzelne oder sogar netzartige Stränge gleichnamigen Gewebes in das Innere der Ganglienzellen hineinwachsen.

Andren Verhältnissen begegnen wir beim Studium kleinerer Nervenzellen, deren Kerne noch mit einer gut sichtbaren Plasmaschicht umgeben sind. Im allgemeinen nimmt, was für alle Molluskengruppen maßgebend ist, mit der Größenabnahme der Ganglienzellen auch Hand in Hand damit die Stärke und Tiefe der Gliaeinwüchse ab. Sogar in solchen Zellen, wo kein Exoplasma zum Vorschein kommt, gibt es gliöse Einwucherungen, bis auf die Ganglienzellen von gewisser Größe, in welchen schon kein Trophospongiumnetz zu finden ist. Solche Zellen, die gewöhnlich die innerste Lage der Ganglienzellschicht im Mantelganglion (d. h. dicht am Neuropil gelegen sind) und in allen subösophagealen Ganglien wie auch im Lobus supraoesophagealis (nach DIETLS Nomenklatur) den vorherrschenden Typus der Ganglienzellen ausmachen, entbehren fremder Einwüchse, nichts destoweniger sind sie mit einem Gliamantel umgeben.

Je kleiner aber die Zellen werden, desto spärlicher und unvollkommener wird diese äußere Gliaumhüllung, so daß man im Bereiche der kleinsten Nervenzellen (die ganze Oberschlundganglienmasse außer dem L. supraoesoph.) auf ganze Strecken jede Anwesenheit von Gliagewebe vermißt. Das Endstadium in dieser Kette bilden die sogenannten nackten Nervenkerne, die bei den Cephalopoden das optische Ganglion charakterisieren. Im Einklang mit KOPSCH[1] gegen LENHOSSÉK[2] kann ich behaupten, daß nicht nur in der ganzen Zellrinde, sondern auch in den Ganglienzellsträngen, die das ganze Neuropil dieses Ganglions durchwachsen, keine Glia existiert. Nur in den Regionen, die an den Pedunculus ganglii optici (STIEDA) grenzen, kann man spärliche Gliazellen vorfinden. Anders gesagt, Gegenden, die von scheinbar plasmalosen Nervenkernen eingenommen sind, entbehren anscheinend des Gliagewebes.

Es wären demnach drei ineinander ohne scharfe Grenzen übergehende Haupttypen der Nervenzellen hinsichtlich ihres Verhältnisses zum Gliagewebe zu unterscheiden: 1. Große Ganglienzellen, denen eine gliöse Hülle samt den aus ihr in das Zellinnere ausstrahlenden Gliaeinwüchsen zukommt. 2. Mittelgroße Ganglienzellen, die nur mit einem dicht anliegenden Gliamantel (ohne Einwüchse) versehen sind und 3. kleine, scheinbar plasmalose[3] Nervenzellen, an denen keine gliösen Bestandteile aufzufinden sind.

Hier möchte ich bemerken, daß in den größten Ganglienzellen, nicht nur in den Plasmaleib selbst, sondern auch weit vom eigentlichen Zellkörper, die Gliabalken tief in das Innere des Achsencylinders einwachsen, wie uns dasselbe Fig. 11 darstellt. Hier ist ein Nervenfortsatz einer sogenannten riesigen Ganglienzelle[4] quer durch den Schnitt getroffen, der schon weit von der Zelle im Neuropil liegt, von einem

---

[1] KOPSCH, Mitteilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. Bd. XVI. 1899.

[2] LENHOSSÉK, Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.

[3] Daß sogar die Ganglienzellen des optischen Ganglions einen, wenngleich dünnen Plasmamantel besitzen, davon kann man sich mittels der MALLORYschen Methode überzeugen, wo durch distinkte Kern- und Plasmafärbung die dünne Plasmaschicht sich durch ihren rötlich-gelben Ton von den tief violett gefärbten Kernen scharf abhebt.

[4] Nach WILLIAMS (The anatomy of the common Squid Loligo Pealii Lesueur. Leiden 1909) sollen im Pleuralganglion zwei große Ganglienzellen liegen, die zwei riesig großen Achsencylindern Ursprung geben. Diese ziehen zum Neuropil des Mantelganglions, um sich hier zu verästeln und in alle größeren Mantelnerven einzutreten.

schwarz gefärbten Gliamantel umgeben, von wo aus einzelne Fädchen des Gliagewebes sich durch das Axoplasma hindurchwinden.

Bevor wir weitere Einzelheiten des Gliagewebes darstellen, wollen wir noch die Rolle der Blutgefäße, so weit uns ihr Verhältnis zum Gliagewebe interessiert, besprechen. Ihre Anwesenheit im Centralnervensystem der Cephalopoden wurde zuerst von STIEDA konstatiert. »Mit dem Bindegewebe[1]« — sagt STIEDA — »dringen Blutgefäße von außen in das Innere des Knotens und bilden hier in der Marksubstanz ein reiches Capillarnetz.« Über die näheren Details, die Ausbildung und Verlaufsweise der Gefäße finden wir bei STIEDA keine Erwähnung. Seit dieser Zeit haben wir in der Literatur keine weitere Notiz. GARIAEFF ahnt nicht einmal die Rolle der Blutgefäße und beschreibt die an Ganglienzellen vorbeiziehenden Blutgefäße als eine spezielle Art von Gliagewebe, die er zum Unterschied von dem die Ganglienzellen umgebenden Hüllgewebe das Interstitialgewebe nennt.

Über die histologische Beschaffenheit der Wände größerer und kleinerer Blutgefäße kann ich nichts bestimmtes sagen, da ich mit diesbezüglichen Methoden nicht gearbeitet habe, so viel kann ich aber behaupten, daß die Wandungen größerer Gefäße recht komplizierte und interessante Schichtungen aufweisen. Ihre Außenfläche dient als Ansatzstelle ganzer Gliastränge, die deshalb in ihrer Ausbildung und Verlaufsweise von der An- bzw. Abwesenheit der Gefäße stark beeinflußt werden.

Um die Anwesenheit größerer Gefäße zu konstatieren, genügen vollkommen die gewöhnlichsten, zur Darstellung des Bindegewebes sich eignenden Methoden. Die nach dem VAN GIESONschen Verfahren oder, was am besten erscheint, mittels Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsinmethode (WEIGLS Präparat) hergestellten Präparate zeigen uns, daß Hauptgefäße, die den Ganglien Ernährungssäfte holen, regellos in die kortikale Zellenlage dringen, dieselbe radiärwärts gegen das Neuropil passieren, indem sie sich in kleinere Äste teilen und miteinander Anastomosen eingehen. Die größten unter diesen bewahren immer ihren radiären Verlauf und gelangen auf diese Weise bis an die Grenze zwischen der Ganglienzellenschicht und dem Neuropil. Hier entlang der Grenze rings um das Neuropil, teilen sie sich wiederholt reichlich so, daß eine dichte netzartige Kapsel um das Neuropil entsteht. Verstärkt durch die Gliaelemente erscheint sie als ein engmaschiges Netz,

[1] Gleich CHÉRON war STIEDA der Ansicht, daß die celluläre Hülle rings um die Ganglienzellen von dem das ganze Ganglion umgebenden, fibrillären Bindegewebe herstamme, in welches sie auch direkt übergehen soll.

durch dessen unregelmäßig große Maschen die Achsenfortsätze der Ganglienzellen in das Neuropil eintreten.

Um Übersichtsbilder des Gefäßsystems im Ganglioninnern zu bekommen, genügen die oben genannten Methoden; sie gewähren uns aber keine Einsicht in ihre gegenseitige Beteiligung mit Glia. Hier müssen wir andre Methoden zu Rate ziehen. Die besten Dienste erweist in mancher Hinsicht die Bielschowskysche Gefriermethode, die leider aber alle Struktureinzelheiten verdeckt und alles, sei es Gefäße, sei es Gliagewebe, einheitlich als schwarze Silhouetten tingiert. Will man also zwischen den genannten Einheiten irgendwo eine Grenze schieben, um festzustellen, was der einen und was der andern Gewebsart angehört, so läßt uns diese Methode in Stich; zweitens, sie liefert uns vom Gliagewebe bloß unvollkommene Bilder, denn nicht nur die feinsten Fibrillen, sondern auch ganze nicht fibrilläre Differenzierungen werden auf weiten Strecken gar nicht oder nur selten, man kann sagen, willkürlich von ihr tingiert. Sie besitzt aber andre Vorteile. Betreffs der Klarheit der Bilder, der Elektivität, nur nichtnervöse Bestandteile des Nervensystems zu färben, alle Komponenten in situ ohne etwaige Schrumpfungen bzw. Quellungen zu bewahren, leistet diese Methode Hervorragendes. Auf dem farblosen Hintergrunde, wo nur die Zellenkerne als dunkle bis schwarze Kugeln erscheinen, sieht man schon unter schwacher Vergrößerung (Fig. 4 und 10) ein dichtgewobenes Netz, dessen Verlauf und Einzelheiten unter starken Vergrößerungen zu sehen sind (Fig. 5). Man darf dabei nicht vergessen, daß die Schnitte sehr dick sind (über 20 μ), daß also meine Photographieaufnahmen nur einen kleinen Bruchteil von dem, was der Schnitt enthält, darbieten, da die Linse nur das darzustellen vermag, was in einer Ebene zusammenfällt.

Wie uns Fig. 4 oder besser Fig. 10 zeigt, ist hier das collagene Bindegewebe, das von außen das ganze Ganglion umgibt, vom Präcipitat der Metallsalze nicht geschwärzt. Erst an der Grenze der Ganglionsubstanz, d. h. zwischen den äußersten Ganglienzellen und dem Bindegewebe erscheint ein schwarzer Streifen (auf der Fig. 10 steigt er links oben senkrecht bis nahe an die Mittellinie des Bildes herab), der sich bei näherer Untersuchung als eine Verdichtung des sonst im Nervensystem locker auftretenden Glia- und Gefäßnetzes entschleiert. Dieser Streifen bildet also eine Art von superficieller Isoliermembran, die schwächer oder stärker angedeutet das ganze Ganglion umgibt. Hier an der Peripherie des Ganglions dient sie als Endigung des ganzen gliösen Netzes; dort aber, wo dieselbe schwach ausgebildet ist, verliert

sich spurlos die ganze netzartige Schwärzung, ohne den Bereich der Ganglienzellen zu verlassen.

Links unten auf der Fig. 10 sieht man ein starkes Gefäß, das sich weiter — was allerdings besser aus einer Schnittserie zu ersehen wäre — verästelt (man kann auf der Abbildung sein Lumen zweimal durchschnitten sehen), wobei seine Ramifikationen (auf dem Bilde rechts vom Hauptgefäß) als dunkle unregelmäßige Herde sich hervorheben.

Über die weitere radiärartige Verlaufsweise der Blutgefäße bis an die Grenze von Neuropil, was schon oben geschildert wurde, orientiert uns am besten Fig. 4, hauptsächlich aber Fig. 10, obwohl wir es hier mit reinen Bildern der Blutgefäße keineswegs zu tun haben. Bei näherer Untersuchung dieser anscheinend homogen schwarz aussehenden Stränge erhellt ihre zusammengesetzte Natur.

Bei stärkeren Vergrößerungen sieht man nämlich auf speziell günstig tingierten Stellen, daß diese Stränge als Bündel feinerer Fasern zusammengesetzt erscheinen, die Gariaeff zur irrtümlichen Auffassung eines speziellen Interstitialgewebes Anlaß gaben, welches sich von dem die Ganglienzellen umgebenden Hüllgewebe durch seine syncytiale Zusammensetzung und starke Gliafaserausbildung unterscheiden soll. Meines Erachtens haben wir es in dem Gariaeffschen Falle entweder mit den Gefäßen zu tun, denen entlang sich ganze Gliastränge ziehen oder es sind reine, dicke Gliabalken. Dies kann ich aber nach der halbschematischen Zeichnung (Fig. 20 der Gariaeffschen Arbeit) nicht entscheiden.

Des weiteren ist man berechtigt, aus einer solchen Zeichnung auf eine unvollkommene Imprägnierung des Gliagewebes zu schließen, die, wie mich meine Erfahrung lehrt, bei der Bielschowskyschen und Mareschschen Methode recht oft stattfindet.

In dieser Hinsicht bietet uns die Gefriermethode große Vorteile, da man bei dieser Behandlung zur Genüge sieht, wie reich sich solche Stränge[1], seien es Gefäße, seien es Gliafaserbündel, verästeln, wie die Gliafasern zwischen die einzelnen Ganglienzellen hinauslaufen, wie sie sich hier weiter teilen und sich als einzelne, feine, glatt isolierte Fibrillen (Fig. 5) in geschlängeltem Verlaufe zwischen den großen Ganglienzellen hindurchwinden; ob sie dabei den Boden der Ganglienzellen durchsetzen, kann ich direkt nicht beantworten, da ja die Plasmaleiber der

[1] Näheres über das gegenseitige Verhalten der Gefäße und dem Gliagewebe ist weiter unten beim Besprechen der Glia im Neuropil, wo das Verhältnis beider Strukturen viel klarer hervortritt, zu lesen.

Ganglienzellen, ihre Kerne ausgenommen, als untingiert glashell bleiben.

Man braucht aber nur diese Figur (5) mit der Fig. 3 zu vergleichen, um den richtigen Sachverhalt zu erkennen. Ohne weiters erhellt daraus, daß die auf Fig. 5 sichtbaren, feinen Fibrillen und deren Bündel teils den intracellulär verlaufenden Gliaeinwüchsen zuzurechnen sind, teils als epicelluläre Gebilde zu deuten sind, die rings um die Ganglienzellen Gliamäntel formieren.

Aus dem Vergleich beider Bilder ist aber noch etwas zu entnehmen, nämlich die Gliaeinwüchse, die mittels des Bielschowsky-Mareschschen Verfahrens zum Vorschein kommen (Fig. 3), sind größtenteils zu dicken und unregelmäßigen Strängen geformt, sie bewahren auf kurzen Strecken einen mehr geraden Verlauf und eine reiche dichotomische Verästelung, während auf der Fig. 5 alles, was sich schwärzt, in der Form von dicken bis ganz feinen Fasern erscheint. Sogar die feinsten Fibrillen zeichnen sich durch ihren welligen Verlauf, durch ihre scharf und glatt konturierten Umrisse, weiter durch die Eigentümlichkeit auf weiten Strecken die gleiche Dicke zu bewahren und äußerst selten (vielleicht sogar nur scheinbar) Anastomosen einzugehen, ans.

Es ist nicht schwer, zu erraten, daß wir in der Fig. 3 nicht mit den Gliafibrillen selber, wie in der Fig. 5, sondern auch mit dem ganzen perifibrillären Mantel zu tun haben, der uns in Fig. 3 alle fibrillären Einheiten verdeckt und andernfalls (Fig. 5) untingiert bleibt.

Die Gefriermethode zeigt uns also bloß die Gliafibrillen, die aber desto schöner, ohne von der sie umhüllenden Füllmasse verschleiert zu sein, auf weite Strecken auf den dicken Schnitten zu verfolgen sind.

Bei andern Gruppen der Evertebraten habe ich mit Erfolg Eisenhämatoxylin (nach Konservierung in Carnoyscher Flüssigkeit) angewendet, welche Methode sich aber für die Darstellung des Gliagewebes im Bereiche der Nervenzellen (nicht im Neuropil!) der Cephalopoden als ungeeignet erwies, weil sie hier ebenfalls, wie die von Gariaeff mit Mißerfolg angewendete Flemmingsche Flüssigkeit, die Ganglienzellen aus ihrem Zusammenhange lockert und auffasert. Nicht anders erwies sich auch das Weigertsche Verfahren. Während mir diese Methode beim Studium der Schneckenglia maßgebende Resultate lieferte, indem sie, obwohl selten, das Gliagewebe in allen Einzelheiten färbte, wo in einer syncytialen exoplasmatischen, leicht blau gefärbten Grundmasse tiefblaue Fibrillen und Kerne mit undifferenziertem Plasmabelag auf dem gelblichen nervösen Untergrunde sich scharf hervorhob,

versagte sie bei den Cephalopoden angewendet ihre Dienste. Nicht einmal habe ich im Bereich der Ganglienzellen ein kontinuierliches Gliasyncytium zum Vorschein zu bringen das Glück gehabt, obwohl ich lange Zeit bemüht war, entsprechende Solutionen und Zeiten anzuwenden. Zu den besten Resultaten muß ich zählen die Tinktion der Fibrillen allein, die sich übrigens nur ganz hellblau gefärbt zeigten, so daß die dünnsten unter ihnen kaum zu sehen waren. Trotzdem will ich nicht behaupten, daß die Organisation der Cephalopodenglia anders wie bei den Gastropoden gestaltet ist, sondern daß die methodische Probezeit noch nicht vorbei ist und sie noch weitere mühsame Untersuchungen erfordert.

Es bleiben uns also nur Methoden, die nur bruchstückartig gewisse Einzelheiten des Gliagewebes, nämlich die Gliazellenkerne und -Fibrillen, viel seltener deren Plasma nebst der die Fibrillen umgebenden Füllmasse (in den Trophospongiumnetzen) zum Vorschein bringen.

Wollen wir jetzt unsere Ergebnisse über die Gliaausbildung im Bereich der Ganglienzellen zusammenfassen, so kommen wir zu dem Resultat, daß wir über die Kenntnis der feineren histologischen Beschaffenheiten noch relativ einseitig orientiert sind, da infolge der Silbermethoden, die hier mit bestem Erfolg angewendet waren, gewisse Einzelheiten durch Fällen der Metallsalze verdeckt werden und die sich einzig zum Studium der Füllmasse eignende WEIGERTsche Methode sich hier unbrauchbar erwies.

So viel steht aber fest, daß die Glia im Einklang 1. mit der Verlaufsweise der Blutgefäße, was ich näher beim Besprechen der Neuropilglia berühren will und 2. mit der allgemeinen Dislokation der Ganglienzellen im innigsten Zusammenhang steht.

In jedem Ganglion ist dieses syncytiale Gliagewebe in der Nähe der Gefäße und am Außenrande der Ganglienzellschicht, wo die größten Ganglienzellen liegen, am stärksten entwickelt; hier erscheint Glia als ein rings um die Ganglienzellen dicht gewobenes Netz, das auch in ihr Inneres bis nahe in die Kerngegend hineinwächst. Diese netzartige Anordnung (Fig. 4 und 10) wird immer schwächer, je mehr sie sich dem Ganglioncentrum nähert; bis nahe am Neuropil, wo die kleinsten Ganglienzellen vorkommen, wird sie zu losen, nicht zusammenhängenden Geflechten, die ganze Portionen der Ganglienzellen unangegriffen lassen, umgebildet, bis sie wiederum an der Grenze der Ganglienzellenschicht und des Neuropils zusammen mit den reich anastomosierenden Gefäßen ein dichtgewobenes »Grenznetz« zustande bringt.

Die Ganglienzentralfasermasse.

Bis auf die Arbeit von Gariaeff vermißt man in der Literatur jede histologische Untersuchung des Cephalopodenneuropils und auch Gariaeff, der sich mit der Struktur des Ganglienzellplasmas beschäftigt, erwähnt nur vorübergehend einige Einzelheiten im Bau des Neuropils. Nach Gariaeff soll die Punktsubstanz aus drei Elementen bestehen: aus dem Syncytium des Exoplasmas, den Nervenfibrillen und den Gliafasern, welche mit dicken Platten verstärkt »die Punktsubstanz von *Octopus vulgaris* in reichlichem Überfluß erfüllen«. »Zweifellos werden diese Gliabindegewebsgebilde in die Punktsubstanz eingeführt, teilweise vom Achsenfortsatz begleitet, teilweise hineindringend an den Austrittsstellen der Nervenfasern.« Daneben lesen wir auch: »Was die Gliazellen anbetrifft, so kann man mit voller Sicherheit sagen, daß sie in die Punktsubstanz der Cephalopoden nicht eindringen«.

Daß das Vorkommen der Gliazellen im Neuropil, die, worüber weiter unten zu lesen ist, reichlich im Neuropil zerstreut sind, der Aufmerksamkeit Gariaeffs entgangen ist, muß der Einseitigkeit der von Gariaeff angewandten Methoden zur Schuld geschrieben werden. Hätte sich der genannte Autor der gewöhnlichsten kernfärbenden Mittel bedient, statt hauptsächlich mit den Silbermethoden zu arbeiten, die bei tiefer Tinktion die Gliakerne und ganze Fibrillenbündel zusammen ohne Unterschied als dicke, glatte Fasern schwärzen, dagegen bei schwacher Tinktion die Gliakerne vom Metallpräcipitat unangegriffen lassen, so hätte er leicht seinen Irrtum erkennen können.

Um mich eigenen Untersuchungen zuzuwenden, will ich mit der Rolle der Blutgefäße beginnen.

An der Grenze der Ganglienzellenlage und des Neuropils zieht sich, wie schon oben geschildert und auf Fig. 6, 8 und 10 abgebildet wurde, ein dichtes, unregelmäßiges »Grenznetz« von Gefäßen und den sich anschließenden Gliagewebspartien. Dieses Netz, das auf den Bildern durch seine transversale Lage zu den ihm durch Nervenzellenschicht radiär verlaufenden Gefäßen leicht in die Augen fällt, dient als Quelle einer ganzen Menge weiter von ihm ins Neuropil radiär aufsteigenden Gefäße, die mehr oder weniger parallel angeordnet, was in verschiedenen Ganglien verschieden ausgeprägt erscheint, der Ganglionmitte zustreben. Hier im Centrum des Neuropils teilen sie sich wiederholt erst recht unregelmäßig und durch ihre mannigfachen Anastomosen wird ein sehr unregelmäßiges Gefäßnetzwerk geformt.

Es wären demnach in jedem Neuropil zwei Schichten zu unterscheiden: eine peripherische Zone, die bis zum »Grenznetz« heranreicht und die sich durch radiäre Verlaufsweise der Gefäße kennzeichnet und eine centrale Zone, wo die Gefäße — vielfache Anastomosen eingehend — ein unregelmäßiges, dichtes Maschenwerk bilden. In der Fig. 10 rechts vom Grenznetz ist diese radiärartige Gefäßanordnung zu sehen, auf der Fig. 8 dicht oberhalb des Grenznetzes sieht man klar, wie diese zweifache Gefäßgruppierung zustandekommt. Fig. 6 und 9 sind zwei Ganglienschnitten entnommen, wo übrigens die Schnittfläche schräg durch das Ganglioninnere geführt wurde, um zu zeigen, daß in den beiden Ganglien (g. stellatum und g. pedale) diese corticale, regelmäßige Anordnung der Blutgefäße kaum angedeutet ist.

Wie schon oben bemerkt, erlaubt uns die BIELSCHOWSKYsche Gefriermethode nicht in diesen schwarzen Silhouetten zu unterscheiden, was den Gefäßen und was dem Gliagewebe angehört. Sie schwärzt nämlich zugleich die Fibrillen wie auch die sie verbindende Kittsubstanz; es erscheinen also dickere und feinere Gliabalken ebenso dick, glattrandig, dichotomisch geteilt, wie entsprechende auch schwarz imprägnierte Gefäße.

Aller Wahrscheinlichkeit nach tingiert das schwärzende Silberpräcipitat nicht nur die Fibrillen selbst, sondern es legt sich ihnen in gewisser Dicke auch von außen an; man braucht nur analoge Bilder bei derselben Vergrößerung, die uns einerseits Eisenhämatoxylin (Fig. 13) oder die WEIGERTsche Methode und anderseits die Methode nach BIELSCHOWSKY (Fig. 9) liefert, zu vergleichen, um sich von der Richtigkeit dieser Vermutung zu überzeugen.

Man muß also zu andern Methoden Zuflucht nehmen. In dieser Hinsicht liefert uns Eisenhämatoxylin, nach CARNOYs Konservierung angewendet, brauchbare Bilder, da hier der Unterschied zwischen den Gefäßen und Gliafasern viel leichter zu erspähen ist. Damit will ich aber nicht sagen, daß die Eisenhämatoxylinmethode die geeignetste Methode zur richtigen Beurteilung des gesamten Aufbaues des Gliagewebes bildet, da sie nur die fibrillären Bestandteile des Gliagewebes darzustellen imstande ist, nichtsdestoweniger aber darf sie als vorzügliche Kontrollmethode nicht unterschätzt werden.

Während bei der BIELSCHOWSKYschen Gefriermethode alle kleineren Gefäße und Blutkapillaren samt ihrem Lumen sich homogen schwärzten, kann man auf den Eisenhämatoxylinpräparaten diesem Nachteil durch eine entsprechende Konservierung teilweise vorbeugen; will man aber gleichzeitig auch die Gliafasern unversehrt zur Ansicht

bringen, so darf man diese Differenzierung nicht zu weit führen; trotzdem, wie aus den Bildern (Fig. 13, 14) ersichtlich, heben sich die Gefäße von den Gliafasern ziemlich scharf hervor, teils weil ihr Lumen dank dem Koagulieren und Zusammenschrumpfen der sie ausfüllenden Blutflüssigkeit als weiße Fleckchen hervortritt, teils weil die Gefäße einfach durch ihre Dicke in die Augen fallen.

Es muß aber noch ein Vorzug der Eisenhämatoxylinmethode hervorgehoben werden. Während bei der BIELSCHOWSKYschen Gefriermethode, wie auch den üblichen Silberverfahren, die Gliakerne nur ausnahmsweise, bloß bei starker Tinktion mit angegriffen werden, färbt sie die Eisenhämatoxylinmethode ganz evident. Sie läßt uns mit aller Klarheit erblicken (Fig. 11, 14, speziell aber Fig. 13), daß im Innern der Punktsubstanz nicht nur vereinzelt, sondern oft sogar in ganz zusammenhängenden Zellsträngen Gliakerne vorkommen.

Mittels dieser Methode werden außer den Fibrillen nur die Kerne tingiert; dieselben erscheinen gewöhnlich nackt, ohne sichtbaren Plasmabelag; oft stehen sie in einem direkten Zusammenhange mit den Gliafibrillen — jeder von ihnen gibt Ursprung wenigstens einer Fibrille, manchmal hat es den Anschein, als ob er in einem Knotenpunkte gelegen wäre, wo drei und mehr Gliafibrillen zusammentreffen — und auf diese Weise wird solcher Kern zum Verdichtungsherde der Fibrillen. Diese offene Kommunikation der in Rede stehenden Kerne mit den Gliafibrillen, denen sie als zu den Matrixcentren angehören, schließt jede Möglichkeit aus, dieselben für eingewanderte Nervenzellenkerne zu betrachten.

Ihre Größe weicht erheblich sogar von derjenigen der mittelgroßen Ganglienzellen ab; sie besitzen gewöhnlich eine länglich elliptische Gestalt und zeichnen sich durch reichen, granulierten Chromatingehalt aus. Ihre Größe beträgt durchschnittlich 7—9 μ, aber es gibt auch noch winzigere Kerne, von rundlicher bis kugeliger Gestalt.

Über ihre Dislokation im Neuropil kann nichts Positives festgestellt werden, da die Gliazellen in verschiedenen Ganglien derselben Tierspecies, geschweige denn verschiedener Gattungen, wie auch bei verschiedenen Individuen derselben Tierart, betreffs der Zahl und Anordnung bedeutende Schwankungen aufweisen; nichtsdestoweniger zeichnen sich manche Ganglien durch ständige reichere Entwicklung des Gliagewebes im Neuropil aus. Im allgemeinen kann man sagen, daß das Mantelganglion wie auch alle Ganglien der Subösophagealmasse stark mit Gliagewebe versehen sind, während in allen Portionen des eigentlichen Gehirns, d. h. der Supraösophagealganglienmasse das Gliagewebe im Neuropil mehr oder weniger in seiner Ausbildung zurücktritt.

Das optische Ganglion scheint fast vollkommen der Gliazellen, die übrigens von den scheinbar plasmalosen Nervenkernen schwer zu unterscheiden wären, zu entbehren. Lenhossék hat zwar in der plexiformen Schicht des Augenganglions (richtiger an der Grenze zwischen innerer Körnerschicht und plexiformer Schicht) mittels der Golgischen Methode merkwürdige Zellen von einer bäumchenähnlichen Gestalt entdeckt, die alle ihre reich verästelten Ausläufer radiär nach außen bis zur Grenze der äußeren Körnerschicht hinausstrecken sollen, denen er Glianatur zuschreibt.

Meinerseits kann ich, wie oben hervorgehoben, im Einklang mit Kopsch diese Befunde nicht bestätigen, denn alle von mir angewandten Methoden erlaubten mir nicht die Anwesenheit solcher Gliazellen in der ganzen Zellenrinde des Augenganglions zu konstatieren.

In der genannten Schicht ist es mir mittels der Cajalschen Methode gelungen, nur sehr dichte Geflechte der Neurofibrillen zu konstatieren; diese Neurofibrillen, die teils die innere Körnerschicht passieren, teils ihr entstammen, bilden an ihrer Grenze ein unentwirrbares Geflecht, um weiter radiär fast geradlinig die ganze plexiforme Schicht zu durchsetzen. Und eben in diesem Neurofibrillengeflechte erblicke ich die mittels der Golgischen Methode von Lenhossék dargestellten bäumchenartigen Gliazellen.

In dem ganzen Augenganglion bis in die Gegend des Hilus, wo der Tractus opticus (Hensen) oder Pedunculus ganglii optici (Stieda) beginnt, konnte ich außer den spärlich verstreuten, scheinbar nackten Kernen, denen ich der Analogie nach mit den hier typisch auftretenden nackten Ganglienzellkernen auch nervöse Natur zuzuschreiben geneigt bin, kein richtiges Gliagewebe aufdecken; erst in der Nähe des Hilus treten anfangs unmerklich, je näher aber dem Tractus, desto auffallender, richtige Gliazellen mit ihren faserigen Derivaten auf, bis sie im Pedunculus selbst und hauptsächlich im Ganglion pedunculi ein engmaschiges Netz (Fig. 13) eingehen, das betreffs seiner Feinheit und Dichte seinesgleichen im ganzen Nervensystem sucht.

Auch beide Frontallappen des Gehirns (Lobus frontalis superior et inferior nach der Nomenklatur Dietls) zeichnen sich durch sehr spärliches Auftreten der Gliazellen im Neuropil aus, wodurch auch der ganze faseriggliöse Aufbau kaum zum Vorschein kommt.

Daß wir es mit den echten Gliafibrillen zu tun haben, unterliegt keinem Zweifel. Man könnte sie nur bei der flüchtigen Beobachtung mit den Neurofibrillen verwechseln.

Wenn man entsprechende Bilder, die zur Darstellung der Neuro-

fibrillen dienen (CAJALS und manchmal, nicht immer (!), BIELSCHOWSKYS Methode) durchmustert, wenn man erblickt, wie Neurofibrillen entweder in losen Geflechten oder in langen Bahnen bündelweise zusammengeordnet dahinlaufen, wie diese feinen, manchmal kaum sichtbaren, überall gleich dicken Fibrillen anscheinend ohne Anastomosen einzugehen (wenigstens die CAJALsche Methode läßt uns diese Vermutung aussprechen), manchmal leicht geschlängelt sich vielfach kreuzen, wird man sie ohne jede Schwierigkeit unter allen Umständen erkennen können.

Die Gliafibrillen dagegen, worüber uns am besten die Eisenhämatoxylinpräparate (Fig. 11, 13, 14) Aufschluß geben, erscheinen als kurze starre Fädchen, die sich sehr reichlich teilen und dadurch an Durchmesser verlieren, da die einzelnen Fibrillen sich aus ihrem gemeinsamen Verbande lostrennen, bis sie sich zu kaum sichtbaren Filamenten spalten. In der Regel teilen sie sich dichotomisch unter rechtem Winkel, infolge dessen tritt eine plötzliche Änderung der Verlaufsweise der Fibrillen ein, die sie als kurze, starr gebrochene Linien erscheinen läßt.

Ähnliche Bilder, obwohl schwach gefärbt, liefert uns die WEIGERTsche Methode. Noch ungünstiger für die Cephalopodenglia erwies sich das BENDAsche Verfahren.

Die mittels der Eisenhämatoxylinmethode vorwiegend nackt erscheinenden Gliakerne dienen den Fibrillen, wie schon oben angedeutet, als Verdichtungsherde, da ein nicht geringer Teil der Fibrillen mit den Kernen im direkten Zusammenhange (Fig. 13) zu stehen scheint. Selbstverständlich haben wir hier höchstens einen Kontakt vor uns, der zum innigen Verschmelzen beider Struktureinheiten durch die bis an die letzte Spur verbrauchte Plasmaschicht vorgetäuscht wird. Es gibt aber auch Gliafibrillen, die in ihrer ganzen Ausdehnung weit von den nächsten Gliakernen, also von ihren Entstehungscentren, gelegen sind und nirgends mit ihnen in Verbindung treten, anderseits fehlt es nicht an Kernen, die ganz einsam ohne jeden sichtbaren Zusammenhang mit den Fibrillen im Neuropil eingebettet sind.

Ähnlich wie in der Ganglienzellenschicht, so auch im Neuropil treten die Gliafibrillen mit den Blutgefäßen in Verbindung, indem sie rings um die Gefäße stärkere oder schwächere Hüllen entstehen lassen (Fig. 14). An der Gefäßwand angelangt setzen sich ihr die Fibrillen an, oder biegen sich rings um das Gefäß um und bewerkstelligen auf diese Weise eine ringförmige Faserhülle. Ein andrer Teil der Fibrillen zieht sich an der Wand der Gefäße entlang, so daß man auf den längsgeschnittenen Gefäßwänden zwei sich kreuzende Fasersysteme unterscheiden kann.

Nicht nur aber rings um die Gefäße, sondern auch rings um einzelne Nervenfasern, die im Neuropil manchmal auf langen Strecken ihre Individualität bewahren, werden solche faserige Gliahüllen gebildet. In der Fig. 11, wo eine riesige Nervenfaser quer durchschnitten ist, laufen ihr ganze Gliafaserbündel radiär zu, legen sich ihr an und umhüllen sie allseitig. Ähnlich wie bei Gefäßen werden auch rings um die Nervenfasern diese Hüllen durch sich verschieden kreuzende Fibrillen zustande gebracht; hauptsächlich kann man auch hier zwei Fibrillensysteme unterscheiden, wie uns das Fig. 11 und 12 vergleichsweise darbieten, nämlich auf der Fig. 11 sieht man vornehmlich circulär laufende, auf der Fig. 12 dagegen mehr longitudinal geordnete Fasern. Beide Systeme kreuzen sich vielfach und unregelmäßig, indem sie durch spiralförmig die Nervenfaser umkreisende Fibrillen ineinander übergehen. Vielleicht besser wie auf dem Querschnitt sieht man diese Anordnung der Fibrillen in der Fig. 12, wo mehrere Achsenfortsätze am Rande des Neuropils, dicht an der Stelle, wo sie in das Neuropil hineinwachsen, reproduziert sind. Besser jedoch, wie auf einzelnen Bildern wird man darüber auf ganzen Schnittserien belehrt.

Als Zwischenstufe zwischen dem, was uns die Eisenhämatoxylinmethode und die gewöhnliche Bielschowskysche Methode und was uns anderseits die Bielschowskysche Gefriermethode liefert, dient uns die Methode nach Cajal-Golgi. Auf den Präparaten, die ich Herrn Weigl verdanke, sieht man Gliafibrillen, bzw. dickere zusammengesetzte Fasern (Fig. 6 und 7), die in ihrem geschlängelten Verlaufe teils miteinander anastomosieren, teils sich lose kreuzen. Diese Methode läßt zwar die Kerne wie auch die Plasmaleiber der Gliazellen unangegriffen, da sie aber Schnittserien zuläßt, besitzt sie in dieser Hinsicht Vorteile vor der Gefriermethode.

Es ist leicht damit in Einklang zu bringen, was uns die Gefriermethode liefert. Es wurde schon oben hervorgehoben, daß sie die Gefäße und das Gliagewebe ohne Unterschied homogen schwärzt. Wenn man aber diese Präparate (Fig. 8 und 9) mit den Eisenhämatoxylinpräparaten vergleicht, so wird man berechtigt, anzunehmen, daß alle feineren Verästelungen des ganzen zusammenhängenden Netzes Gliafasern darstellen. Freilich eine scharfe Grenze, wo die eine Struktur aufhört und die andre beginnt, kann man nicht aufstellen, aber im Totalbilde des schwarzen Netzes werden uns mehr extreme Fälle genügen, z. B. auf der Fig. 8 kann man, ohne einen Fehler zu begehen, alle dickeren Balken für Blutgefäße und die dünneren Ramifikationen für die dem Gliagewebe angehörenden Fasern erklären.

Vergleicht man weiter Fig. 13 mit Fig. 9, so sieht man, daß wir es im ersten Falle mit einem wahren Geflecht zu tun haben. Es gibt hier zwar reiche Verästelungen; sie scheinen aber eher Spaltungen einzelner Fasern zu sein, als Anastomosen, bzw. Verschmelzungen zweier heterogener Gliafasern. Anders auf dem Bilde 9. Hier tritt uns als dominierende Struktur ein Netz mit vollständig geschlossenen Maschen entgegen.

Beide Bilder sind aber leicht in Einklang zu bringen. Erstens können wir uns als Zwischenstufe der Cajal-Golgischen Bilder (Fig. 6 und 7) bedienen, wo unter schwacher Vergrößerung das Gliagewebe noch das Aussehen eines Netzes besitzt; bei näherer Betrachtung aber (Fig. 7) läßt sich feststellen, daß die dünneren Fasern, die nur unter stärkerer Vergrößerung sichtbar sind, nur selten miteinander kommunizieren, vielmehr sich zwischen dem Neurofibrillengeflecht verlieren.

Zweitens darf man nicht vergessen, daß meine Gefrierschnitte wenigstens viermal so dick sind, wie die Eisenhämatoxylinpräparate. Es ist also erklärlich, daß das, was in Wirklichkeit ein dreidimensionales Netz bildet, auf den dünnen Schnitten nur unvollkommene, bruchstückartige Netzstruktur vortäuscht.

Endlich möchte ich hinzufügen, daß die allerfeinsten Gliafibrillen bei der Gefriermethode nicht hervortreten, weshalb das ganze Netz vollkommen geschlossen erscheint, während dieselben vom Hämatoxylin schön tingiert als feine Seitenästchen der Hauptramifikationen erscheinen.

Die Gruppierung und die Verlaufsweise der einzelnen feinsten Gliafibrillen ist in hohem Maße von der Anordnung und Verlaufsrichtung der Neurofibrillen abhängig. An diesen Stellen nämlich, wo das Neurofibrillengeflecht am meisten verworren erscheint, wo die Neurofibrillen vereinzelt sich in allen Richtungen kreuzen, sind auch die Gliafasern dem entsprechend einer verwickelten Netzanordnung unterworfen. Hier fehlen dickere Fasern und das ganze gliöse Maschenwerk wird von lauter feinen Fibrillen zusammengesetzt (Fig. 9 und 13).

An den Stellen dagegen, wo die Nervenfasern sich in parallel laufende, breite Bahnen (z. B. in allen Connectiven zwischen den einzelnen Ganglien des Centralnervensystems) zusammenlegen, dringen die Gliafasern in ihr Inneres nur ausnahmsweise, bewahren ihre Stellung nur an der Oberfläche, wo sie sich desto reichlicher teilen und um ganze Nervenfaserbündel lockere netzförmige Scheiden herstellen.

Wie sollen wir diese oben beschriebenen, mittels Bielschowskys und Eisenhämatoxylinmethode gewonnenen Bilder deuten? Sollen

wir das, was uns unsere Methoden liefern, direkt als das faktische und komplette Element des Gliagewebes ansehen?

Meines Erachtens wäre es in diesem Falle, wie uns die oben angeführte Diskussion gelehrt hat, 1. daß die von uns angewendeten Methoden als einseitig zu bezeichnen sind, da sie nur gewisse Strukturteile des Gliagewebes hervorzubringen vermögen, 2. daß speziell die Silbermethode in allerlei Anwendung vieles verdeckt, feinere fibrilläre Struktur untingiert läßt und doch andre Einzelheiten wie Eisenhämatoxylin hervorhebt, eine verfrühte Meinung, unsere Bilder als komplett zu bezeichnen. Die Anwesenheit der Füllmasse und ihre Rolle im Bau des Gliagewebes bei den Cephalopoden könnte man vielmehr aus der Analogie mit der Gastropodenglia annehmen; bis jetzt sind wir imstande, die Füllmasse nur in ihren Bruchstücken wie mittels der Bielschowskyschen Methode im Innern der Ganglienzellen darzustellen. Bisher aber entbehren wir noch einer Methode, die uns in voller Klarheit das Gliagewebe in seiner ganzen Ausdehnung und in allen Komponenten färberisch herauszudifferenzieren imstande wäre.

Lemberg, im März 1914.

Erklärung der Abbildungen.

Gemeinsame Bezeichnunngen.

en, Endoplasma;
ex, Exoplasma;
nef, Neurofibrillen;
kn, Kontaktnetz;
glk, Gliazellenkern;
glf, Gliafaser;
F, Füllmasse, differenziertes Exoplasma der Gliazellen;
Tr, Trophospongium.

Tafel III.

Fig. 1. Ein im Sinne Gariaeffs von mir entworfenes Schema einer Ganglienzelle.

Fig. 2. Ein nach verschiedenen Präparaten wiedergegebenes Halbschema von einer Cephalopodenganglienzelle zum Demonstrieren meiner Befunde.

Alle nachstehenden Abbildungen sind nach Mikrophotographieaufnahmen angefertigt.

Fig. 3. Sepia. Eine Gruppe von großen Ganglienzellen aus der hinteren Portion des Visceralganglions. Das Ganglienzellplasma erscheint homogen grau gefärbt. Das Gliagewebe mit den Einwüchsen tritt in Form eines schwarzen Netzes auf. Bielschowskys Methode. Vergr. 400×.

Fig. 4. Eledone. Visceralganglion. Bielschowskys Gefriermethode. Vergr. 100×.

Fig. 5. Ein Detail von demselben Präparat 400× vergrößert.

Fig. 6. Eledone. Ganglion stellatum. Die netzige Struktur ist auf das Neuropil beschränkt. Methode nach CAJAL-GOLGI. Präp. von R. WEIGL. Vergr. 100 ×.

Fig. 7. Ein Fragment davon bei 400facher Vergrößerung.

Fig. 8. Eledone. Visceralganglion. BIELSCHOWSKYS Gefriermethode. In der unteren Partie des Bildes liegt horizontal das »Grenznetz«, in der oberen das Neuropil. Die Ganglienzellen unterhalb des Grenznetzes bleiben aber unsichtbar. Vergr. 250 ×.

Tafel IV.

Fig. 9. Sepia. Dieselbe Methode. Pedalganglion. Im Neuropil ist dichtes Glianetz zu sehen. Vergr. 350 ×.

Fig. 10. Eledone. Dieselbe Methode. Rechts Neuropil, links die Zellenschicht, dazwischen Grenzmembran. Nähere Erläuterung im Text. Von den Ganglienzellen sind nur deren Kerne geschwärzt. Visceralganglion. Vergr. 250 ×.

Fig. 11. Sepia. Ein Stück vom Neuropil des Mantelganglions. Die sog. Riesennervenfaser quer durchschnitten läßt Gliahülle und -einwüchse erblicken. CARNOY, Eisenhämatoxylin. Vergr. 400 ×.

Fig. 12. Sepia. BIELSCHOWSKYS Methode. Ganglion brachiale. Mehrere Achsencylinder mit ihrer Gliahülle längs getroffen. Verg. 400 ×.

Fig. 13. Eledone. Ganglion pedunculi. Im Neuropil erscheinen Gliafasern reich verästelt nebst Gliakernen. CARNOY, Eisenhämatoxylin. Verg. 350 ×.

Fig. 14. Sepia. Ganglion stellatum. Einige Gefäße sind quer und schräg durchschnitten, daneben ist lockeres Gliageflecht sichtbar. Dieselbe Methode. Vergr. 350 ×.

Die Stigmenversorgung des Insektenthorax.

Von

Dr. Fritz Künneth.

(Aus der Königl. Anstalt für Bienenzucht in Erlangen.)

Mit Tafel V.

In seiner Untersuchung über die Gliederung des thoracalen Hautskeletts der Bienen und Wespen (22) hat ZANDER die Gesetzmäßigkeiten der Stigmenversorgung des Thorax bei *Apis*, *Vespa* und *Sirex* klargelegt. Indem er die Entwicklungsgeschichte zu Rate zog, konnte er feststellen, daß trotz tiefgreifender Veränderungen in der Gliederung des Thoraxskeletts die Stigmen als unverrückbare Grenzmarken ihre Lage behaupten. Das erste Stigma liegt in der postsegmentalen Randzone des Prothorax, das zweite zwischen dem Meso- und Metathorax, alle übrigen dagegen am präsegmentalen Rande der nachfolgenden Segmente. Daraus ergibt sich ein scharfer Kontrast zwischen den zwei ersten und den acht letzten Stigmenpaaren. Da bei den apokriten Hymenopteren das erste Hinterleibssegment dem Thorax angelagert ist, erfolgt die Luftversorgung der Brust durch drei Stigmenpaare, während der symphyte *Sirex* nur zwei Paar Thoraxstigmen besitzt.

Es erhebt sich nun die Frage, ob und inwieweit diese Feststellungen für andre Insekten Geltung haben.

Aus der Literatur erhält man darauf nur eine sehr ungenügende Antwort. Wohl liegt eine ganze Reihe von Untersuchungen über einzelne Insektengruppen und Arten vor; die Handbücher lassen uns jedoch fast vollständig im Stich. Besonders gilt dies von SCHRÖDERS Handbuch der Entomologie (14). DEEGENER erledigt darin das für jeden Entomologen wichtige Problem mit einigen unbestimmten Zeilen, für die er sich die Ausführungen KRANCHERS (8) zu eigen macht. KRANCHER stellte vor 30 Jahren den Satz auf, daß die meist in zwei Paaren vorhandenen Thoracalstigmen entweder am Pro- und Metathorax oder am Meso- und Metathorax lägen. Doch werde »die allgemeine Gül-

tigkeit dieses Satzes widerlegt durch das Vorhandensein von Stigmen an Pro-, Meso- und Metathorax bei den Puliciden (TASCHENBERG, Die Flöhe, 1880).«

Über die larvalen Verhältnisse schreibt DEEGENER, »daß bei vielen Larven holometaboler Insekten das Respirationssystem dadurch peripneustisch wird, daß Meso- und Metathorax keine Atemlöcher aufweisen, dagegen ein prothoracales Stigma vorhanden ist.«

Viel näher kam 20 Jahre früher den tatsächlichen Verhältnissen KOLBE (7), indem er die jeweilige Lage der Stigmen auf die Ausbildung des thoracalen Skeletts zurückführte. »Im Grunde«, sagt er, »haben die Stigmen eine intersegmentale Lage. Infolge einseitiger Ausbildung oder Verkümmerung eines Segments, z. B. des Prothorax, ist das erste Stigmenpaar zum Prothorax gezogen, bzw. von demselben abgerückt. Auch das dritte Stigmenpaar, welches zwischen dem Metathorax und dem ersten Hinterleibssegment liegt, ist bei den meisten Insekten mit dem Metathorax verbunden.« Demnach rechnet KOLBE den meisten Insekten drei Bruststigmen zu. Doch schlägt er selbst vor, die Stigmen bei ihrer schwankenden Lage lieber als 1., 2., 3., 4. Stigma zu bezeichnen, statt sie topographisch zu benennen.

Im übrigen sind Angaben, welche alle Insektengruppen umfassen, sehr knapp.

PACKARD (11) glaubt als ursprüngliche Zahl der dem Thorax zukommenden Stigmen drei annehmen zu müssen, von denen sekundär das eine oder andre ausfalle, da er bei den von ihm untersuchten Formen immer nur ein oder zwei Stigmen finden konnte.

SNODGRASS (15), der eine sehr ausführliche, anatomische Beschreibung des Thoraxskeletts gibt, läßt die Atemlöcher fast ganz unberücksichtigt.

Unter diesen Umständen folgte ich gern der Anregung Professor ZANDERS, seine an *Apis*, *Vespa* und *Sirex* begonnenen Untersuchungen auf breiterer Grundlage fortzusetzen. Bei meinen Arbeiten ist mir Herr Professor ZANDER mit unermüdlicher Anteilnahme und stets bereiter Hilfe zur Seite gestanden, wofür ich ihm auch an dieser Stelle wärmsten Dank aussprechen möchte.

Das in Spiritus konservierte oder getrocknete Material wurde durch Macerieren mit 10%iger Kalilauge bei 30° C. von den Weichteilen befreit und, nachdem es nach Bedarf nach ZANDERS Methode[1] mit Kongorot gefärbt aus Xylol in Kanadabalsam eingebettet war, mit dem Stereoskop betrachtet.

[1] Handbuch der Bienenkunde. Bd. III. Anhang.

Ich schildere zunächst meine Befunde in den einzelnen Insektengruppen und beginne anschließend an Prof. ZANDERS Untersuchung mit den Hymenopteren.

I. Hymenoptera (Fig. 1—6).

Aus dieser Gruppe wurden untersucht:

Apidae. 1. *Apis mellifica*, Im. und Larve.

Vespidae. 2. *Vespa crabro*, Im. und Larve.

Sphegidae. 3. *Bembex rostrata*.

Pompilidae. 4. *Psammophila hirsuta*.

Formicidae. 5. *Camponotus ligniperdus*.

Ichneumonidae. 6. *Trogus lutorius*, 7. spec.

Siricidae. 8. *Sirex gigas*, Im. und Larve.

Tenthredinidae. 9. *Cimbex variabilis*, Im. und L. 10. *Lophyrus nemorum*. 11. *Tenthredo flava* 12. *Trichiosoma lucorum* 13. *Dolerus germanicus* 14. und 15. Larven zweier unbestimmter Species.

Die Hymenopteren verdienen vor allen übrigen Insekten in erster Linie Beachtung, weil ihr Thorax keinen einheitlichen Charakter trägt. Vielmehr lassen sich zwei scharf gesonderte Abteilungen unterscheiden. Neben den symphyten Hymenopteren mit dreiteiligem Thorax stehen die Apokriten mit viergliedrigem Brustpanzer. Die Ausbildung der Segmentringe folgt jedoch in beiden Abteilungen ähnlichen Gesetzen.

Bei allen Hymenopteren wird das Bild des Thorax durch das mächtig entwickelte zweite Segment beherrscht, dessen Rückenschuppe weit nach vorn und hinten ausladend Pro- und Metathorax in ihrer Entfaltung beschränkt. Hand in Hand geht damit eine caudale Vergrößerung der Thoraxhöhle, um für das zwischen Scutellum und Metanotum entspringende Mesophragma Platz zu schaffen. Sie wird durch die Angliederung des ersten Abdominalsegments (Mittelsegment) an den Thorax erstrebt, prägt sich äußerlich jedoch nicht immer klar aus, da sie mit der Ausbildung des Mesophragmas Schritt hält.

Bei den mit einem schwachen Mesophragma ausgerüsteten symphyten Siricidae und Tenthredinidae läßt zwar das vierte Segment, besonders in seiner dorsalen Hälfte, engere Beziehungen zum Metathorax erkennen (Fig. 1, IV); klar zum Ausdruck kommt aber seine Angliederung an den Thorax erst bei den apokriten Hymenopteren durch die tiefe Einschnürung des Körpers zwischen der 4. und 5. Rückenschuppe (Fig. 2). Bei den Formiciden (Fig. 3) ist diese Gliederung ins Extrem getrieben, indem die Verengerung des Körpers an der Thoracoabdominalgrenze das ganze 5. Segment erfaßt. Gleichzeitig wird das 4. Segment

mit Meso- und Metathorax zu einer einheitlichen Kapsel verlötet, während der Prothorax, wie bei allen Hymenopteren, seine Selbständigkeit bewahrt.

Mit der Gliederung des Thorax ändert sich auch die Stigmenverteilung. Die ursprünglichsten Verhältnisse zeigen die symphyten Hymenopteren. Die Stigmenversorgung des Thorax erfolgt durch zwei annähernd gleichmäßig ausgebildete Stigmenpaare, von denen je eines zwischen Pro- und Meso- (Fig. 1, S_1), bzw. Meso- und Metathorax (Fig. 1, S_2) liegt. Das erste Paar hat, wie ZANDER entwicklungsgeschichtlich feststellte, engere Beziehungen zum 1. Segment, dessen postsegmentalem Rand es meist genähert ist. Auch SNODGRASS (16) betrachtet es bei *Tremex columba* als zum Prothorax gehörig. Da es vollkommen frei liegt, kann man es stets gut erkennen. In der Regel etwa in der Mitte des hinteren, seitlichen Rückenschuppenrandes entspringend, rückt es bei *Sirex* ventralwärts in die Nachbarschaft des ersten Beinpaares.

Das zweite Stigmenpaar, das auch ZANDER (22) und SNODGRASS (16) als intersegmental betrachten, verleugnet seine intersegmentale Natur niemals, wenn es auch manchmal infolge seiner schwachen Chitinisierung und versteckten Lage schwer nachweisbar ist. Wir finden es stets im obersten Winkel zwischen der zweiten und dritten Bauchschuppe und meistens in gleicher Linie mit dem ersten Paare. Nur bei *Sirex* hat es infolge der ventralen Verlagerung des ersten Stigmas einen mehr dorsalen Ursprung.

Das folgende dritte Stigma liegt in derselben Höhe oder nur wenig höher als das zweite im lateral-präsegmentalen Teile der vierten Rückenschuppe, bzw. in der Gelenkhaut zwischen dem dritten und vierten Segment.

Ganz anderen Verhältnissen begegnen wir bei den apokriten Hymenopteren. Durch die Anlagerung des vierten Segments an den Thorax wird die Zahl der Bruststigmenpaare auf drei erhöht (Fig. 2). Davon läßt sich aber nur das erste (S_1) und das dritte (S_3) Paar leicht nachweisen. Sie schrieb schon KRANCHER (8) »allen Hymenopteren« zu, rechnet sie aber fälschlich dem Pro- und Metathorax zu. Von ihnen fällt das dritte Paar dank seiner Größe und ungeschützten Lage in der vierten Rückenplatte aller untersuchten Formen sofort auf (Fig. 2, 3, S_3). Weniger deutlich ist das erste Paar. Bei Ichneumoniden liegt es zwar noch frei, bei den Aculeaten dagegen öffnet es sich in der häutigen Verbindung von Pro- und Mesothorax, ziemlich weit caudal verschoben unter einem nach hinten und oben vorspringenden, zungenartigen Fort-

satz der ersten Rückenschuppe. Da seine scheinbare Verlagerung in das Gebiet des zweiten Segments nur durch die eigenartige Form des Pronotums bedingt ist, kann ich mich nicht der Ansicht JANETS (3) anschließen, es als mesothoracal zu betrachten, zumal es, wie wir später sehen werden, bei den Larven zweifellos postsegmental im ersten Segmente angelegt wird.

Das zweite Stigmenpaar zwischen der zweiten und dritten Bauchschuppe konnte ich mit Sicherheit nur bei einem der beiden Ichneumoniden und bei *Camponotus* (Fig. 3, S_1) feststellen. Bei den übrigen Species sah ich es trotz vielen Suchens nicht. SNODGRASS erwähnt es in seiner umfangreichen Abhandlung über den Hymenopterenthorax (16) nicht. Bei *Apis mellifica* erkannte es ZANDER (22) auf Transversalschnitten als kleinen Spalt. Leider stand mir schneidbares Material nicht zur Verfügung. Ich muß es daher unentschieden lassen, ob es sich bei den von mir untersuchten Arten ebenso verhält. Wie dem aber auch sein mag, auf jeden Fall ist es beachtenswert, daß trotz der Vergrößerung des Thorax bei den aprokiten Hymenopteren das zweite Stigma der Imagines wenig funktionelle Bedeutung hat und die Luftversorgung durch das erste und dritte Stigmenpaar erfolgt. Ob die Formiciden (Fig. 3) eine Ausnahme von dieser Regel bilden, wage ich nicht zu entscheiden. An ihrem Thorax fällt neben dem ersten und dritten Stigma auch das zweite auf, das jederseits in der Mitte der durch die Verwachsung des zweiten bis vierten Körpersegments gebildeten Kapsel liegt. Auch SNODGRASS (16) und JANET (6) haben es am hinteren Rande der Mesopleuralplatte, auf der Grenze von Meso- und Metathorax gesehen. Doch fügt JANET hinzu, daß an diesem Stigma eine Reduktion bemerkbar sei, da es seinen Verschlußapparat verloren habe.

Die gegenseitige Lage der Stigmen folgt bei den Apokriten der allgemeinen Regel, daß die Bruststigmen mit dem 5. bis 10. Hinterleibsstigma in gleicher Linie liegen, während das vierte durch die Einschnürung zwischen dem vierten und fünften Segment ventral gedrängt ist.

Eine wertvolle Ergänzung erfahren diese Resultate durch die Befunde an den Larven. Für die apokriten Hymenopteren mögen die Larven von *Apis mellifica*, *Bombus* oder *Vespa* (Fig. 4) als Beispiel gelten.

Sämtliche Körperstigmen sind gleich groß. Das erste liegt in der postsegmentalen Zone des ersten Segments, das zweite intersegmental zwischen dem zweiten und dritten Ringe. PACKARD (11) zählte diese beiden Stigmen fälschlich dem Meso- und Metathorax zu. Da ZANDER (22) ihre topographische und morphologische Bedeutung bereits ein-

gehend begründet hat, gehe ich nicht näher darauf ein. Alle übrigen Stigmen liegen präsegmental am vierten bis elften Ringe.

Die symphyten Hymenopteren zeigen weniger übereinstimmende Verhältnisse, denn es lassen sich zwei scharf unterscheidbare Typen erkennen.

Der eine begegnet uns bei den Siricidenlarven (Fig. 5). Zehn Paar annähernd gleich große Stigmen durchbrechen ihre Körperwand, von denen das erste, wie am erwachsenen Tier, stark ventral verlagert in der postsegmentalen Randzone des ersten Segments sich findet, das zweite sich mehr dorsal an der seitlichen Körperwand zwischen dem zweiten und dritten Segmente öffnet, während das dritte noch mehr dorsalwärts geschoben in der präsegmentalen Partie des vierten Segments liegt.

Im Gegensatz dazu stehen die Tenthredinidenlarven, die nach Zander (22) nur neun Paar Stigmen tragen, da das zweite Paar unterdrückt sei. Bei genauer Betrachtung erkennt man jedoch zwischen dem zweiten und dritten Segment in gleicher Höhe mit den benachbarten Stigmen eine winzige Stigmenanlage, die erst bei den Imagines zu funktioneller Bedeutung gelangt (Fig. 6, S_2).

Eine sehr eingehende Beschreibung dieser Stigmenverhältnisse gibt Solowiow (17) für *Cimbex variabilis*, nach dessen Untersuchungen das winzige zweite Stigma sogar, im Gegensatz zu den ähnlich organisierten Schmetterlingsraupen, zwar rudimentär, aber doch offen und somit funktionsfähig ist.

II. Diptera (Fig. 7 und 8).

Die Mehrzahl der untersuchten Dipteren stellte mir Herr Prof. Hermann-Erlangen aus seiner reichhaltigen Sammlung zur Verfügung, wofür ich ihm auch an dieser Stelle verbindlichen Dank ausspreche. Ich prüfte die folgenden Arten: 1. *Tipula* spec. 2. *Tabanus* spec. 3. *Leptis conspicua*. 4. *Erax* spec. 5. *Itenopogon* spec. 6. *Stratiomya chamaeleon*. 7. *Dasypogon diadema*. 8. *Asilus* spec. 9. *Ommatius fulvidus*. 10. *Midas giganteus*. 11. *Hippobosca camelina*.

Die Gliederung des Dipterenthorax ist sehr gleichförmig und erinnert bei oberflächlicher Betrachtung lebhaft an die soeben bei den Hymenopteren geschilderten Verhältnisse. Bei Insekten, die sich lediglich durch die Schlagkraft der Vorderflügel fortbewegen, kann es nicht wundernehmen, daß die Flügelmuskulatur eine starke Entwicklung des Mesothorax nötig macht, während Pro- und Metathorax schwach

ausgebildet sind (Fig. 7 und 8). In keiner andern Insektengruppe begegnet uns ein gleich mächtiger Mesothorax. Er bedeckt fast die ganze Brust. Seine Ausdehnung hat auch auf die Stigmenverteilung Einfluß. Da die beiden erkennbaren Stigmen, wie bei den Hymenopteren, weit auseinander liegen, Brust und Hinterleib durch eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung voneinander abgesetzt sind und die Abgrenzung der Segmente Schwierigkeiten bietet, ist die von Palmén (12) und andern geäußerte Meinung, die Dipteren hätten gleich den apokriten Hymenopteren einen viergliedrigen Thorax, sehr begreiflich. Obgleich Brauer (4), dem sich Snodgrass (15) und andre Forscher anschließen, diese Ansicht bereits widerlegt hat, bin auch ich lange in ihrem Banne gestanden. Erst entwicklungsgeschichtliche Studien an *Homalomya scalaris* haben mich belehrt, daß die am fertigen Insekt vom letzten Thoraxsegment entspringende Haltere, mit deren Segmentzugehörigkeit die Frage steht und fällt, am dritten Körpersegment angelegt wird. Der Dipterenthorax wird also nur aus drei Segmenten gebildet. Das Abdomen, dessen erster Ring stark rückgebildet ist, setzt sich unter mäßiger Verjüngung an den Thorax an (Abb. 7 und 8).

Auch die Stigmenverteilung bleibt bei allen Formen gleich. Zwei stets sehr große Stigmen verbinden das Tracheensystem mit der Außenwelt. Sie wurden schon von Krancher (8), Brauer (4) und Snodgrass (15) beschrieben. Alle zählen sie dem Pro- und Metathorax zu. Palméns Ausführungen (12) sind nicht ganz klar. Er zählt bei der Larve von *Corethra* Stigmen am 2. bis 11. Ring; bei der Imago erwähnt er nur, daß der Thorax aus vier Segmenten bestehe.

Das erste Stigma durchbricht, an den hinteren Rand der prothoracalen Rückenschuppe angrenzend, die Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax, gegenüber der vorderen, oberen Ecke der zweiten Bauchschuppe (Fig. 7 und 8, S_1). Da das Scutum weit nach vorn ausladet, kommt das erste Stigma scheinbar in den Bereich des Mesothorax. Es bildet einen großen, längsovalen Spalt mit meist stark chitinisierten Rändern und einem kräftigen Haarfilter.

Das andre Bruststigma liegt etwas mehr ventral, oberhalb des dritten Beines (Fig. 7 und 8, S_2). Bei dem Mangel sicherer Segmentgrenzen im hinteren Abschnitt des Thorax ist seine Segmentzugehörigkeit schwer zu bestimmen. Da unmittelbar über ihm die Haltere entspringt, muß man es beim fertigen Insekt zum Metathorax rechnen. Die topographischen Beziehungen entsprechen genau denen des Hinterflügels der Hymenopteren zum zweiten Stigma, soweit dasselbe erkennbar ist.

III. Lepidoptera (Fig. 9 und 10).

Die untersuchten Schmetterlinge aus den Familien der Papilionidae, Sphingidae, Sesiidae, Zygaenidae, Cossidae, Arctiidae, Noctuidae und Geometridae stellte mir größtenteils Herr Prof. Spuler-Erlangen mit dankenswerter Bereitwilligkeit zur Verfügung.

Abgesehen von geringfügigen spezifischen Unterschieden ist das Brustskelett der Schmetterlinge sehr einförmig gestaltet. Auch bei ihnen herrscht noch ein starkes Mißverhältnis in der Ausbildung der Segmente. Dem kräftigen Vorderflügelpaar entspricht eine mächtig entfaltete mesothoracale Rückenschuppe (Fig. 9, II d). Ihr gegenüber tritt die dritte Rückenschuppe (III d), vor allem aber der Prothorax (I) zurück, von dem nur winzige Reste erhalten sind. Aus der Bedeutungslosigkeit der Beine als Fortbewegungsorgane erklärt sich die schwache Ausbildung der ventralen Partien des Meso- und Metathorax.

Die Verbindung mit dem Abdomen trägt symphyten Charakter; doch erscheint der gewölbte Thorax, zumal bei den Tagfaltern, deutlich vom Hinterleibe abgegrenzt, dessen erster Segmentring starke Reduktion erlitten hat.

Die Luftversorgung des Brustabschnittes wird durch zwei gleichgroße Stigmenpaare geregelt, die wegen der schwachen Chitinisierung ihrer Ränder wenig hervortreten. Daraus erklärt es sich vielleicht, daß sie in der Literatur meines Wissens nirgends erwähnt werden. Nur bei Spuler (18) wird kurz bemerkt, daß ein Prothoracalstigma vorhanden und andre Bruststigmen »ausgefallen« seien. Dagegen sind in Snodgrass' Abbildung von *Phassus argentiferus* (15) beide Stigmen gezeichnet, ohne im Text erwähnt zu werden.

Verhältnismäßig leicht findet man das erste Stigma in der zarten Gelenkhaut zwischen den vier einander zugekehrten Ecken der Rücken- und Bauchschuppen des Pro- und Mesothorax (Fig. 9, S_1). Es bildet eine mäßig große, rundliche oder ovale Öffnung, die nur bei den im Ganzen stärker und dunkler chitinisierten Arten, wie *Anthroecera*, durch einen kräftigeren Chitinrand begrenzt wird.

Noch weniger verrät sich das zweite Stigma durch kräftige Umrahmungen. Es liegt auffallend hoch in der Intersegmentalmembran zwischen den obersten Ecken der zweiten und dritten Bauchschuppe unter der Hinterflügelwurzel (Fig. 9, S_2). Am sichersten läßt es sich von der Innenseite der Präparate am Grunde einer an der betreffenden Stelle entspringenden, starken Chitinspange auffinden.

Während bei fast allen untersuchten Formen am Rande dieses dem ersten konformen Stigmas nur schwache Chitinleisten mit Mühe zu erkennen waren, überrascht *Argynnis* durch ein gut entwickeltes, mit Haarfilter ausgestattetes zweites Stigma.

Das folgende dritte Stigma kennzeichnet sich durch seine präsegmentale Lage am vierten Segment, sowie durch seine Form, die dem Aussehen der übrigen Stigmen des Hinterleibs gleicht, als echtes Abdominalstigma.

Die Stigmenverhältnisse der Raupen unterscheiden sich merklich von denen der Imagines. Über sie haben verschiedene Forscher bereits genaue Untersuchungen angestellt. So schreibt PACKARD (11) von einem Prothoracalstigma und schildert genau eine Stigmenanlage an Stelle des zweiten Stigmas zwischen Meso- und Metathorax. Doch scheint diese Angabe unbeachtet geblieben oder vergessen worden zu sein. Denn KRANCHER (8) will ein Stigma am Prothorax und außerdem »noch zwei sogenannte verschlossene Stigmen am Meso- und Metathorax« gesehen haben. Ähnlich schreibt SPULER (18), daß der erste Ring ein Paar Luftlöcher aufweist. »Am zweiten und dritten kommen sie nur ausnahmsweise zur Beobachtung, sind meist völlig rückgebildet.« SOLOWIOW (17) schließlich erwähnt das blinde Stigma (»am Mesothorax«) der Raupe, bezeichnet indes TICHOMIROFF als dessen Entdecker.

Meine Untersuchungen bestätigen die Angaben PACKARDS. Das erste Bruststigma ist als ovale, große Öffnung in der seitlichen, postsegmentalen Zone des ersten Segments leicht sichtbar (Fig. 10, S_1).

Das zweite Stigma erkennt man, wie bei Tenthredinidenlarven, nicht immer leicht als dunklen Fleck etwas ventral von der Verbindungslinie zwischen dem ersten und dritten Stigma in der Intersegmentalhaut zwischen zweitem und drittem Segment (Fig. 10, S_2). Es ist erst als winzige Stigmenanlage vorhanden, jedoch bereits in offener Verbindung mit dem Tracheensystem.

Das dritte, wieder wohlausgebildete Stigma findet sich in gleicher Linie mit dem ersten, präsegmental am vierten Körperring.

IV. Trichoptera (Fig. 11).

Die thoracalen Stigmenverhältnisse der Trichopteren untersuchte ich an *Phryganea grandis*, *Glyphotaelius punctatolineatus*, *Grammotaulius atomarius* und *Limnophilus rhombicus*.

Der Bau des thoracalen Skeletts erinnert in mancher Beziehung

an die Schmetterlinge. Wie dort ist die Rückenschuppe des Mesothorax (Fig. 11, II) am kräftigsten entwickelt, wenn auch nicht in dem Grade, wie bei den Lepidopteren, und der Prothorax (Id) nur schwach ausgebildet. Vor allem stimmen auch die zweite und dritte Bauchschuppe in der Art der Chitinisierung und ihren Versteifungen ganz mit den entsprechenden Gliedern des Lepidopterenkörpers überein (IIv, IIIv). Der Übergang von Brust in Abdomen erfolgt ohne scharfe äußere Grenze. Das erste Abdominalsegment (IV) ist wenig verändert.

Wie bei den Lepidopteren zählen wir zwei Stigmen am Thorax. Sie wurden schon von PALMÉN (12) für Larven und Imagines festgestellt, der sie, wie bei fast allen von ihm untersuchten Insektengruppen, dem Meso- und Metathorax zuzählt.

Das erste Stigma, welches die Form eines länglichen, oben etwas breiteren Spaltes besitzt, durchbricht die zarte Haut hinter der oberen, hinteren Ecke der rudimentären ersten Bauchschuppe (Fig. 11, S_1). Das zweite, größere Stigma, das einen langen Schlitz bildet, liegt in gleicher Höhe mit dem ersten und den folgenden Stigmen zwischen der zweiten und dritten Bauchschuppe, nahe der Wurzel des Hinterflügels (S_2). Bei *Glyphotaelius* und *Limnophilus* hebt es sich durch sein Haarfilter leicht aus der Umgebung heraus.

Das dritte, ovale Stigma grenzt hart an den vorderen Rand des vierten Segments. Seiner Form und Lage nach stimmt es mit den übrigen Abdominalstigmen überein.

V. Coleoptera (Fig. 12—14).

Die Stigmenverteilung am Coleopterenthorax habe ich an den folgenden Arten geprüft:

Carabidae: 1. *Procrustes coriaceus.*

Dytiscidae: 2. *Dytiscus marginalis*, Imago und Larve.

Staphylinidae: 3. *Staphylinus* spec.

Lamellicornia: 4. *Lucanus cervus*, Imago und Larve, 5. *Geotrupes silvaticus*, 6. *Melolontha vulgaris*, 7. *Oryctes nasicornis*, Imago und Larve.

Meloidae: 8. *Meloe proscarabaeus.*

Carambycidae: 9. *Ergates faber*, Imago und Larve. 10. *Hammaticherus heros*, 11. *Aromia moschata.*

Die Gliederung des imaginalen Thoraxskeletts ist ziemlich gleichförmig. Im Gegensatz zu den voranstehenden Gruppen prädominieren Pro- und Metathorax. Der erste Brustring bewahrt seine Selbständig-

keit und ist leichtbeweglich mit dem nachfolgenden verbunden (Fig. 12, 13, I). Die Rückenschuppe greift seitlich weit herunter und ladet auch nach hinten, die Intersegmentalmembran verdeckend, aus.

Meso- und Metathorax schließen sich enger aneinander. Der Mesothorax bleibt besonders dorsal sehr schmal (Fig. 12); der Metathorax wird dagegen in Anpassung an die Ausbildung eines vorherrschend metathoracalen Flugapparates mächtig entfaltet (Fig. 12, 13, III). Die dritte Bauchschuppe (III*v*) erlangt oft eine derartige oro-caudale Ausdehnung, daß sie, weit über den Beginn des Abdomens hinaus nach hinten reichend, die Bauchschuppe des ersten Abdominalsegments (IV) zur Verkümmerung bringt.

Eine scharfe Trennung von Thorax und Abdomen fehlt. Die Verbindung hat ausgesprochen symphyten Charakter. Die Chitinisierung der Brustringe ist durchweg kräftig. Ihre Ränder stoßen ziemlich dicht aneinander und verdecken die verbindenden Gelenkfalten.

Über die Stigmen des Käferthorax liegen verschiedene Angaben vor. Alt (1) gibt eine ausgezeichnete Schilderung der Stigmenverteilung bei *Dytiscus marginalis*. »Das erste Paar liegt in der häutigen Gelenkfalte, die Pro- und Mesothorax verbindet, letzterem genähert und in eine Grube der vorderen Mesothoracalleiste eingepaßt. Das zweite wird von dem Epimeron des Mesothorax überdeckt«. Die Segmentzugehörigkeit des ersten Stigmas erscheint ihm zweifelhaft. Doch rechnet er es mit Sörensen zum Prothorax.

Die beiden Thoracalstigmen sollen nach Alt schon von Schiödte (1841) gefunden worden sein; ebenso weisen Krancher (8) und Packard (11) sie für die Coleopteren im allgemeinen nach. Der letztere Forscher beruft sich dabei auf die von Strauss-Dürkheim an *Melolontha* und anderen Käfern gemachten Untersuchungen.

Das Aufsuchen der Stigmen wird durch den dichten Zusammenschluß der Segmentringe des ruhenden Thorax erschwert, obgleich sie meistens eine ansehnliche Größe aufweisen. Die erwachsenen Käfer besitzen zehn Stigmenpaare, von denen zwei auf den Thorax entfallen.

Das erste Bruststigma (Fig. 12, 13, S_1) liegt stets dem postsegmentalen Rande des zweiten Segments genähert, in der weichen Verbindungshaut zwischen Pro- und Mesothorax. In dorso-ventraler Richtung ändert sich seine Lage mit der Species. Bei der Mehrzahl der untersuchten Käfer liegt es in nächster Nachbarschaft der Coxa des ersten Beines (Fig. 12, 13, B_1). Nur bei *Dytiscus* ist es weiter dorsal geschoben.

Viel schwerer findet man das zweite Bruststigma. Bei der Mehrzahl der untersuchten Formen wird es durch die klappenförmig nach hinten springende Postsegmentalzone der zweiten Bauchschuppe (Epimeron) so vollständig verdeckt, daß es nur durch Wegschneiden derselben zur Ansicht gebracht werden kann (Fig. 13, *Ep.*). Es präsentiert sich dann als ein intersegmentaler, großer Schlitz zwischen der zweiten und dritten Bauchschuppe (Fig. 13, S_2).

Bei *Meloe* und *Staphylinus*, die ein schwaches Epimeron besitzen, liegt es dagegen fast frei zutage (Fig. 13, S_2). In der Regel mit dem ersten Stigma in gleicher Linie hat es bei *Melolontha* und der Staphylinidenspecies einen mehr dorsalen Ursprung an der seitlichen Körperwand als das erste. Es öffnet sich dicht unter der Flügelwurzel.

Das nächste Stigma gehört topographisch und morphologisch zum Abdomen (S_3). Es durchbricht meistens in typischer Lage die präsegmental-laterale Partie der vierten Rückenschuppe (IV*d*) und läßt sich stets leicht nachweisen. Es liegt wie auch die übrigen Abdominalstreifen fast immer höher als die Stigmen der Brust. Doch findet es sich niemals in dem stark chitinisierten Teil der Rückenschuppe, sondern in der membranösen, lateralen Zone (Fig. 12, S_4).

Die Größe der Stigmen ist beim fertigen Tier meistens beträchtlich, obwohl das Größenverhältnis wechselt. Bei *Staphylinus*, *Dytiscus* und *Aromia* annähernd gleich groß, haben die beiden Bruststigmen bei andern Formen einen verschiedenen Umfang, indem das erste das zweite an Größe übertrifft. Besonders bei *Procrustes* fällt der Größenunterschied auf.

Die Ausbildung des ersten Abdominalstigmas wechselt außerordentlich. Sie steht fraglos in Beziehung zur Entfaltung des Metathorax. Je breiter dieser Abschnitt wird, um so mehr vergrößert sich das Stigma, so daß es die Bruststigmen oft weit übertrifft. Sehr deutlich erkennt man das bei *Dytiscus* und *Aromia* (Fig. 13, S_3), während es z. B. bei *Procrustes* und andern Arten wohl größer als die folgenden Abdominalstigmen ist, aber merklich hinter den Bruststigmen zurückbleibt. Man kann es bei den Coleopteren trotz seiner morphologischen Zugehörigkeit zum Abdomen physiologisch zum Brustabschnitt rechnen.

Etwas anders scheint die Stigmenversorgung bei den Käferlarven zu sein. Es standen mir zwar nur Larven von *Ergates faber*, *Oryctes nasicornis*, *Lucanus cervus*, *Melolontha vulgaris* und *Dytiscus marginalis* zur Verfügung; aber alle zeigen im wesentlichen übereinstimmende Verhältnisse. Während die Imagines stets zwei Paar gut entwickelter Bruststigmen besitzen, werden die drei ersten Segmente der Larven

nur von einem Stigmenpaar versorgt, das dem ersten imaginalen entspricht.

Es liegt bei *Lucanus cervus* und *Oryctes nasicornis* als dunkelbraunes Mal in der postsegmentalen Randzone des ersten Ringes (Fig. 14, S_1), bei *Dytiscus* und *Ergates* präsegmental am zweiten Segment, bzw. intersegmental zwischen dem ersten und zweiten Segment. Über seine Zugehörigkeit kann man streiten. ALT (2) rechnet es im Gegensatz zur Imago bei der *Dytiscus*-Larve zum zweiten Segment, dem es auch zweifellos sehr genähert ist.

Ein zweites Bruststigma scheint auf den ersten Blick zu fehlen. Bei sehr genauer Betrachtung erkennt man jedoch in der Intersegmentalmembran zwischen dem zweiten und dritten Ringe in der Höhe des ersten Stigmas eine winzige, punktförmige Stigmenanlage, an die sich innen ein kleiner Tracheenstamm anschließt (Fig. 14, S_2).

PACKARD (11) und KRANCHER (8) haben diese Stigmenanlage übersehen; sie beschreiben nur ein Stigmenpaar am Thorax. Dagegen erwähnt sie ALT (2) bei der *Dytiscus*-Larve.

Bei *Lucanus* und *Oryctes* liegt dieser Stigmenpunkt deutlich intersegmental, bei *Dytiscus* und *Ergates* machen sich über seine topographischen Beziehungen Zweifel fühlbar. Man kann ihn als intersegmental ansehen oder zum Metathorax rechnen. ALT (2) zieht für *Dytiscus* das letztere vor. Wie dem auch sein mag, auf jeden Fall ist die Tatsache interessant, daß die Käferlarven nur ein funktionierendes Bruststigma besitzen; denn eine Bedeutung für die Luftversorgung des vorderen Körperabschnittes kommt dem zweiten Stigma sicher nicht zu. Es bereitet gewissermaßen nur die Ausbildung des imaginalen Stigmas an dieser Stelle vor.

Die übrigen acht Körperstigmen der Larve, die bei der Metamorphose auf das Abdomen entfallen, zeigen die typische, präsegmentale Lage in der lateralen Partie des vierten bis elften Körperringes. Bei *Ergates* liegen sie höher als die zwei ersten an der seitlichen Körperwand, bei den übrigen Larven in gleicher Linie mit ihnen (Fig. 14).

VI. Rhynchota (Fig. 15 und 16).

Neben der homopteren *Cicadetta montana* standen mir folgende Hemipteren zur Verfügung: 1. *Lygaeus militaris*, 2. *Reduvius personatus*, 3. *Camptopus lateralis*, 4. *Harpactor iracundus*, 5. *Naucoris cimicoides*, 6. *Carpocoris fuscispinus*, 7. *Pentatoma rufipes*, 8. *Euryaster maura*, 9. *Ranatra atra*.

Die Gliederung des Körpers trägt im Großen und Ganzen symphyten Charakter. Nur bei *Cicadetta* (Fig. 16) ist der erste Abdominalring (IV) etwas enger an den Thorax angeschlossen. Die Ausbildung der Brustsegmente folgt abgesehen von spezifischen Eigentümlichkeiten allgemeinen Regeln. Die Rückenschuppe des Prothorax ist ähnlich den Coleopteren mächtig entwickelt und stark chitinisiert. Seine lateralen Partien reichen weit ventral herab. Die postsegmentale Zone übergreift das Mesonotum mehr oder weniger weit, so daß letzteres wie in einer Gelenkhöhle steckt (Fig. 15, I, IId). Die erste Bauchschuppe wird vielfach durch die Rückenplatte vollständig verdeckt. Die ventralen Hälften des Meso- und Metathorax (Fig. 15, 16, II, III*v*) sind stets annähernd gleichmäßig entwickelt. Ihre Hinterrandpartie springt caudal in wechselnder Breite vor. Sehr stark differieren die zugehörigen Rückenschuppen. Besonders das Mesonotum ist bei manchen Formen in eine lange Spitze ausgezogen, die das Abdomen weit überragt (Fig. 15, Vd).

Die Stigmen sind trotz ihrer stets ansehnlichen Größe kaum sichtbar, weil sie durch die vorspringenden Hinterrandszonen der voranliegenden Segmente überdacht werden. Trotzdem wurden sie nach Handlirsch (5) schon von Schiödte bei Heteropteren nachgewiesen, ebenso 1835 von Burmeister. Er selbst zählt sie dem Meso- und Metathorax zu. Packard (11), der ebenfalls schon beide Stigmenpaare fand, rechnet sie zum Pro- und Mesothorax, Krancher (8) dagegen, der sich auf die Untersuchung von *Acanthia* beschränkte, konnte nur das erste, »sehr große Stigma am Mesothorax« feststellen.

Lage und Verteilung der Bruststigmen sind ähnlich wie bei den Coleopteren; doch bleibt die ventrale Verlagerung aller Stigmen den Rhynchoten eigentümlich. Am Thorax liegen sie den Coxen der Beine meist sehr nahe. Am Abdomen sehen wir sie entweder in der Lateralmembran oder im präsegmental-lateralen Bezirke der Bauchschuppen (Fig. 15, S_3, S_4).

Zum Thorax gehören zwei Stigmen, die intersegmental zwischen Pro- und Mesothorax, bzw. Meso- und Metathorax die Haut durchbrechen. Nur bei *Cicadetta montana* rückt das dritte Stigma, das sich durch seine Größe von den übrigen Hinterleibsstigmen unterscheidet, mit dem vierten Segmente näher an den Thorax (Fig. 16, S_3).

VII. Siphonapteren (Fig. 17).

Die Puliciden, von denen ich *Pulex irritans* und *P. canis familiaris* untersuchte, haben in der Stigmenliteratur eine gewisse Berühmtheit

erlangt, weil sie drei Paar Bruststigmen besitzen sollen. Die Angabe stammt, soweit ich ermitteln kann, von KRANCHER und TASCHENBERG (8). Ich kann sie jedoch nicht bestätigen, sondern finde an den drei gleichmäßig gestalteten, von vorn nach hinten an Größe zunehmenden Segmenten nur zwei Stigmen in typischer Lage. Das erste sitzt ziemlich tief am Hinterrand des ersten Segmentringes (Fig. 17, S_1), deutlich dem Prothorax angehörig. Beim Hundefloh ist der Hinterrand dieses Segments mit einer Reihe kräftiger Haare geziert (»Kopfkrause«), unter denen nach KRANCHER-TASCHENBERG (8) das erste Stigma verborgen ist.

Das zweite Stigma (S_2) schließt sich in noch tieferer Lage dem Hinterrande des Mesothorax an.

Das nächste Stigma ist auffallend weit dorsal geschoben, während die folgenden wieder etwas mehr ventral an der Seitenwand des Abdomens liegen. Der Beschreibung nach zu urteilen, entspricht es dem dritten Bruststigma KRANCHERS. In Wirklichkeit gehört es aber seiner ganzen Lage nach nicht mehr zur Brust, sondern zum ersten Abdominalsegment, so daß die Flöhe auch nur zwei Bruststigmen besitzen, wie die meisten übrigen Insekten.

Wesentlich übersichtlichere Verhältnisse finden wir bei den übrigen Insekten. Zunächst sind Odonaten, Panorpaten und Neuropteren durch viele gemeinsame Merkmale verbunden.

VIII. Odonata (Fig. 18 und 19).

Der Besitz zweier annähernd gleich großer Flügelpaare hat eine gleichmäßige Ausbildung des Meso- und Metathorax zur notwendigen Folge. Die Verbindung der Flügel mit einem direkt wirkenden Muskelapparat bedingt ferner eine starke Entwicklung der seitlichen Panzerteile. Die Bauchschuppen haben sich auf Kosten der Rückenschuppen mächtig entfaltet und sind in Anpassung an die schräge Flügelstellung stark nach hinten geneigt, so daß die Flügel weit hinter den Beinen sitzen (Fig. 19). Hand in Hand damit geht die feste Verwachsung der beiden Flügelsegmente zu einer einheitlichen Kapsel. Die Verschweißung ist so innig, daß man eine deutliche Grenze nicht erkennen kann. Zwar sieht man zwischen Flügel- und Beinwurzeln scheinbar Grenzen verlaufen; aber sie sind nur Versteifungsleisten (Fig. 19). Die eigentlichen Grenzen haben wir zwischen ihnen anzunehmen.

Gegenüber diesen mächtigen Rückenteilen verschwindet der winzige Prothorax fast vollständig (Fig. 18, 19 I). Nur seine sattelförmige

Rückenschuppe erkennt man gut; sie steht durch eine breitere, in ihrer dorsalen Hälfte stärker chitinisierte Intersegmentalmembran mit dem Mesothorax in Zusammenhang.

Über die Stigmen liegen zahlreiche Angaben vor. NEANDER (10) schreibt, daß schon RÉAUMUR (1742) und OUSTALET (1869) ein Stigmenpaar zwischen Pro- und Mesothorax und ein zweites in dem Mesometathoracalstück nachwiesen. Beide Paare werden auch von späteren Forschern angegeben, doch herrscht über ihre Segmentzugehörigkeit keine Übereinstimmung. PACKARD (11) rechnet sie zum zweiten und dritten, KRANCHER (8) zum ersten und zweiten Segment. PALMÉN (12) fand sie auch bei Larven. TÜMPEL (19) spricht merkwürdigerweise von drei Bruststigmenpaaren. Er, wie auch SNODGRASS (15) heben schon die dorsale Verschiebung des ersten Stigmas hervor.

Abgesehen, davon, daß ich die Angabe TÜMPELS nicht bestätigen kann, habe ich diesen Ausführungen nichts wesentlich neues hinzuzufügen. Die Stigmatisierung steht in keinem Verhältnis zu dem Umfang des Brustabschnittes. Die Stigmen sind relativ sehr klein. Das erste Stigma stellt einen länglichen Spalt jederseits in der verhärteten Verbindungshaut zwischen Pro- und Mesothorax dar. Infolge der starken dorso-ventralen Reduktion des Prothorax erscheint es auf den Rücken geschoben (Fig. 18, 19, S_1). Trotz seines intersegmentalen Ursprungs hat es offenbar engere, physiologische Beziehungen zum Mesothorax. Beim Abtrennen des ersten Segments bleibt es stets in Zusammenhang mit dem Mesothorax, so daß man es auch als zu diesem gehörig betrachten könnte.

Das zweite Stigma (S_2) ist als rundliche oder längliche Öffnung, umgeben von einem dunkel pigmentierten Ringe, oberhalb der Coxa des dritten Beinpaares leicht zu erkennen. Welchem der in dieser Gegend verwachsenen Segmente es zuzurechnen ist, läßt sich bei dem gänzlichen Mangel bestimmter Segmentgrenzen schwer entscheiden. Das Studium der Larven gibt keinen besseren Aufschluß, da auch bei ihnen die Segmente bereits völlig verwachsen und die Stigmen in der endgültigen Anordnung vorhanden sind (Fig. 18). Da aber die Meso-Metathoracalgrenze zweifellos vor dem dritten Beinpaar und dem zweiten Flügelpaar zu denken ist, hätte das zweite Bruststigma eine präsegmentale Lage im Metathorax.

Das dritte Stigma (S_3) liegt hart am Vorderrande des vierten Segments. Es wird wahrscheinlich deshalb von TÜMPEL als noch zum Thorax gehörig betrachtet. Alle drei Paare liegen ungefähr in gleicher Linie.

IX. Panorpatae (Fig. 20).

Panorpa schließt sich im Ausbau des Thorax eng an die Odonaten an. An einen kleinen, hauptsächlich aus der Rückenplatte bestehenden Prothorax reihen sich Meso- und Metathorax in fast übereinstimmender Ausbildung. Wie bei den Odonaten sind die Rückenschuppen klein, die Seitenteile der Bauchschuppen dagegen stark entwickelt und durch senkrechte, zwischen Flügel- und Beinwurzel eingefügte Versteifungen gestützt. Das vierte ohne Einschnürung an den Thorax angesetzte Segment ist in seinen ventralen Teilen reduziert.

Die beiden Thoracalstigmenpaare fanden schon Packard (11) und Krancher (8), von denen sie der erstere dem Meso- und Metathorax, der andere dem Pro- und Metathorax zurechnet. In meinen Präparaten liegt das erste Bruststigma intersegmental nahe der dorsalen Medianlinie (Fig. 20, S_1), das zweite (S_2), mit ihm wie mit den nachfolgenden in gleicher Linie, zwischen Meso- und Metasternum und nahe der Flügelwurzel. Die übrigen Stigmen (S_3 *ff.*) haben eine präsegmentale Anordnung in der Mitte der seitlichen Körperwand.

X. Neuroptera (Fig. 21).

Aus dieser kleinen Gruppe stand mir nur *Myrmeleon formicarius* zur Verfügung. Die Segmentierung des Thorax hat so große Ähnlichkeit mit den bei Odonaten und Panorpaten geschilderten Verhältnissen, daß sich eine Beschreibung erübrigt.

Die beiden Stigmen, die Packard (11) dem Meso- und Metathorax zuzählt, sieht man leicht. Das erste Stigma zeichnet sich durch seine Größe und stark chitinisierte Umrandung aus. Es liegt hinter der seitlichen Ecke der ersten Rückenschuppe in der Gelenkhaut, die Pro- und Mesothorax verbindet (Fig. 21, S_1). Ein zweites kleineres Stigma (S_2) von rundlicher Form findet sich in der Intersegmentalmembran des Meso- und Metathorax.

Das nächste Stigma (S_3) durchbricht die präsegmental-laterale Zone des vierten Segmentes. Sämtliche Stigmen sind in einer Reihe angeordnet. Da der Prothorax vom Rücken her, Metathorax und Hinterleib von der Bauchseite her sich verjüngen, rückt das erste Stigma scheinbar an die Rücken-, das dritte an die Bauchseite.

XI. Orthoptera (Fig. 22 und 23).

Untersucht wurden *Periplaneta orientalis*, *Gomphoceros* spec., *Decticus verrucivorus* und *Gryllotalpa vulgaris*.

Die Segmentierung des Thorax wechselt mit den Lebensgewohnheiten. Die Saltatorien (*Decticus*, *Gomphoceros*) erinnern durch die Gliederung, die innige Verbindung und die Art der Seitenwandversteifung des Meso- und Metathorax (Fig. 22, 23, II, III) sehr an die Odonaten, weichen von ihnen aber durch die gute Entwicklung des Prothorax ab, dessen Rückenschuppe durch ein großes, sattelförmiges Chitinstück gebildet wird (Fig. 23, Id).

Bei *Gryllotalpa* dagegen haben Meso- und Metathorax sich in einzelne, durch breite Häute verbundene Platten aufgelöst, während der Prothorax infolge der Grabtätigkeit eine starke Entwicklung erlangte. Diese Tendenz macht sich auch schon bei Locustiden geltend (Fig. 23, I).

Die Ausbildung der Stigmen, deren Nachweis keine Schwierigkeiten verursacht, steht in engster Abhängigkeit von der Segmententfaltung. *Gomphoceros*, dessen Brustsegmente annähernd gleich breit sind, hat zwei gleich große Stigmenpaare (Fig. 22, S_1, S_2). Mit dem Wachstum des Prothorax bei Locustiden und Grylliden vergrößert sich das erste Bruststigma beträchtlich (Fig. 23, S_1), so daß es das zweite bedeutend an Größe übertrifft. Bei *Gryllotalpa* bildet das erste Stigma einen großen, langgestreckten Spalt dicht hinter dem Rande des mächtigen ersten Rückenschildes, in Lage und Form sehr an die mit ähnlichem, kräftigem Pronotum ausgestatteten Käfer erinnernd.

Die Lage der Stigmen ist generell geregelt. Das erste finden wir stets dem postsegmentalen Rande des Pronotums genähert und von ihm überdacht, zwischen Pro- und Mesothorax. Das zweite liegt ein wenig hinter und über dem zweiten Beine. Trennt man Meso- und Metathorax gewaltsam von einander, so bleibt es stets an der postsegmentalen Zone des Mesothorax hängen, im Gegensatz zu den Odonaten, bei denen wir es in der präsegmentalen Partie des Metathorax sahen. Da eine Intersegmentalhaut fehlt, bleibt seine morphologische Lage ebenso fraglich, wie bei den Odonaten.

Dieser Befund stimmt mit den Untersuchungen von Packard (11) und Voss (20) überein. Krancher (8) weist für *Gryllotalpa vulgaris* und *Gryllus campestris* ebenfalls zwei Paar Bruststigmen nach, zählt sie aber dem Meso- und Metathorax zu, was sicher nicht richtig ist.

Das stets kleine dritte Stigma des vierten Segments (S_3) hat die typische Lage der Abdominalstigmen. Bei Acridiern finden wir es am Vorderrande des Tympanalorgans (Fig. 22, S_3). Bemerkenswert sind die topographischen Beziehungen der Brust- und ersten Hinterleibsstigmen. Allgemein folgen erstes, zweites und viertes Stigma einander

in der gleichen Linie; das dritte dagegen ist dorsalwärts aus der Reihe herausgerückt (Fig. 23).

XII. Ephemeroidea (Fig. 24).

Das Bild des thoracalen Hautskeletts von *Ephemera vulgata*, die ich untersuchte, wird durch die mächtige Entwicklung des Mesothorax, die auf das große Vorderflügelpaar zurückzuführen ist, bestimmt (Fig. 24, II). Pro- und Metathorax treten dagegen sehr zurück. Der letztere erweckt kaum den Eindruck eines Brustringes und schließt sich dem Abdomen besser an als dem Thorax (Fig. 24, III). Die Verbindung der drei Segmente wird durch wenig entwickelte Intersegmentalmembranen vermittelt. Infolgedessen kann man über die Segmentgrenzen streiten.

Auch die Lage der Stigmen bleibt zweifelhaft. PACKARD (11) spricht dem Meso- und Metathorax je ein Paar zu, während PALMÉN (12) sie bei den Larven und Imagines als »an den Nähten zwischen den Pleurenstücken« gelegen betrachtet. In meiner Abbildung (24) sind sie präsegmental am Meso- und Metathorax gezeichnet (Fig. 24, S_1, S_2). Sie liegen ziemlich tief an der Seitenwand und besitzen gleiche Größe. Das erste Abdominalstigma (S_3) liegt mit ihnen in gleicher Linie und weit entfernt vom Präsegmentalrande des vierten Segments.

XIII. Plecoptera (Fig. 25).

Von Plecopteren untersuchte ich *Perla maxima*. Die Gliederung des Thorax ist sehr einfach und übersichtlich. In Anpassung an die nahezu gleich starke Ausbildung der beiden Flügelpaare weisen Meso- und Metathorax (Fig. 25, II, III) fast übereinstimmende Form- und Größenverhältnisse auf. Durch breite, dorsal stärker chitinisierte Intersegmentalmembranen untereinander und mit den voranliegenden und folgenden Panzerteilen verbunden, gliedern sie sich in eine kleinere Rücken- und größere Bauchschuppe. Der Prothorax ist etwas kleiner und durch eine sattelförmige Rückenschuppe ausgezeichnet (Fig. 25, I d).

Mit diesen klaren Verhältnissen harmoniert die Übersichtlichkeit der Stigmenverteilung; die beiden Stigmen jeder Seite liegen völlig frei und sind gleichmäßig ausgebildet. Sie wurden schon von PACKARD (11) und PALMÉN (12) gefunden. Beide Autoren rechnen sie zu Meso- und Metathorax. Meiner Ansicht nach gehören sie der Intersegmentalmembran an. Das erste Stigma bildet eine rundliche Öffnung in der Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax, etwa in der Mitte der Seitenwand (Fig. 25, S_1). Das zweite befindet sich in gleicher Linie mit ihm

zwischen dem zweiten und dritten Segment (Fig. 25, S_2). Es ist ebenso, wie das erste, dem Vorderrande des folgenden Segments etwas genähert.

Das dritte Stigma (S_3) entspringt höher als die beiden ersten in der präsegmentallateralen Partie der vierten Rückenschuppe (IVd). Es übertrifft die übrigen sieben, etwas weiter ventral geschobenen Abdominalstigmen an Größe, ohne den Umfang der Bruststigmen zu erreichen. Diese Gruppierung erinnert an die Verhältnisse bei den Orthopteren.

Ergebnisse.

Überblicken wir die geschilderten Einzelbefunde, so ergeben sich folgende allgemeine Tatsachen.

1. Für den Aufbau des Brustpanzers kommen die vier ersten Körpersegmente, die drei wahren, beintragenden Brustringe und der erste Abdominalring in Betracht. Bei der überwiegenden Mehrzahl der Insekten erleidet der vierte Körperring durch die Ausbildung des voranliegenden Segments mannigfache Umänderungen, bewahrt aber doch morphologisch und physiologisch seine Zugehörigkeit zum Abdomen. Daher besteht der Brustpanzer nur aus den drei Pedalringen. Bei den apokriten Hymenopteren dagegen wird der vierte Ring zum Thorax gezogen, so daß dieser aus den drei wahren Brustringen und dem ersten, seit Latreille als Mittelsegment bezeichneten Abdominalsegmente besteht.

2. Im Bereiche der vier ersten Körperringe liegen drei Paar Stigmen. Von ihnen gehören zwei Paar zu den wahren Brustringen, eines zum ersten Hinterleibssegment. Je nachdem der vierte Ring an die Brust angegliedert wird oder nicht, ändert sich die Zahl der Stigmen an der Brust. Bei allen Insekten mit typischem Brustskelett finden wir zwei Paar Stigmen an diesem Körperabschnitt. Nur bei den apokriten Hymenopteren wird ihre Zahl durch Angliederung des vierten Ringes an die Brust auf drei erhöht.

3. Die drei Stigmenpaare sind durch ihre Beziehungen zu den benachbarten Segmenten, gewöhnlich auch durch ihre Form gekennzeichnet. Das dritte Stigma liegt, wie alle Abdominalstigmen, stets in der präsegmental-lateralen Zone des vierten Segments. In dorso-ventraler Richtung ändert sich seine Lage dagegen sehr, da es bald der Rückenschuppe, bald der weichen Lateralmembran, bald der Bauchschuppe angehört. Im allgemeinen die Mitte der seitlichen Körperwand behauptend, ist es bei den Puliciden weit dorsal,

bei den Rhynchoten stark ventral verschoben. Daraus darf man jedoch nicht auf die gleiche Lage der nachfolgenden Abdominalstigmen schließen. Sie weicht vielfach von der des ersten Stigmas ab (Puliciden, Orthopteren usw.).

Die beiden ersten, zwischen den wahren Brustringen eingefügten Stigmen sind durchweg durch Größe und Form ausgezeichnet und unterscheiden sich von allen übrigen durch ihre post- oder intersegmentale Lage. Zweifel bestehen über ihre Segmentzugehörigkeit nur, wenn die Segmente nahtlos verwachsen. Das erste Stigma durchbricht immer die Gelenkhaut zwischen Pro- und Mesothorax. Bald schließt es sich dem Prothorax an (*Coleoptera*, *Rhynchota*, *Hymenoptera* u. a.), bald liegt es mehr oder weniger frei inmitten der Gelenkhaut (*Plecoptera*, *Lepidoptera*). Bei den Odonaten, Neuropteren und Panorpaten hat die weitgehende Reduktion des ersten Segments seine Annäherung an den präsegmentalen Rand des Mesothorax zur Folge. In dorsoventraler Richtung zeigt es beträchtliche, durch die wechselnde Entfaltung der Rückenschuppe des Prothorax bedingte Lageverschiedenheiten. Da es an der hinteren, unteren Ecke der ersten Rückenschuppe liegt, findet man es entweder unten oder oben, je nachdem das Pronotum groß (*Coleoptera*, *Rhynchota* u. a.) oder klein (*Odonata*, *Neuroptera*, *Panorpata*) ist. Auch diese Abhängigkeit vom Prothorax spricht entschieden für seine Zugehörigkeit zum ersten Segmente. Das zweite Stigma findet sich zwischen Meso- und Metathorax, meistens in gleicher Linie mit dem ersten. Bei Hymenopteren, Lepidopteren u. a. direkt unter der Hinterflügelwurzel gelegen, rückt es bei Käfern, Wanzen, Puliciden weiter ventral an die Coxa der Beine.

Diese Befunde finden ihre Bestätigung an den Larven, bei denen die Lageverhältnisse der Stigmen viel übersichtlicher sind. Wie ZANDER bereits für die Hymenopteren feststellte, gehört das erste Larvenstigma der postsegmentalen Zone des ersten Segments, das zweite der Intersegmentalmembran zwischen dem zweiten und dritten Körperringe an. Eine Ausnahme macht nur das erste Stigma einiger Käferlarven (*Dytiscus*, *Ergates*), bei denen es im präsegmentalen Gebiete des zweiten Segments gelegen ist.

4. Obgleich die Zahl der Bruststigmen verschieden ist, funktionieren bei den Imagines stets nur zwei Stigmenpaare. Nur bei den Käfern mag das dritte Paar physiologische Beziehungen zum thoracalen Tracheensystem haben. Der vordere Körperabschnitt der Larven von Käfern, Blattwespen und Schmetterlingen trägt dagegen nur ein funktionierendes Stigma, meistens am postsegmentalen

Rande des ersten Segmentes. Das zweite ist bei ihnen nur in primitivem Zustande vorhanden.

5. Die Zugehörigkeit der beiden funktionierenden Stigmen zu den einzelnen Segmenten ist nicht bei allen Insekten gleich. Bei der überwiegenden Mehrzahl geschieht die Luftversorgung des Thorax durch das erste und zweite Stigma, also die wahren Bruststigmen. Bei den apokriten Hymenopteren dagegen übernehmen sie das erste und dritte Stigma, also das erste Brust- und erste Hinterleibsstigma. Das zweite, bei den Larven gut entwickelt, verliert mit der Angliederung des ersten Abdominalsegments an den Thorax seine funktionelle Bedeutung. Zwar scheint es noch vorhanden zu sein, doch ist sein Nachweis meist schwierig.

Weitergehende Schlüsse lassen sich nicht ziehen. Irgendwelche Anhaltspunkte für die Idee, daß ursprünglich jedes Brustsegment ein Stigma trug und dann bei der einen Gruppe dieses, bei der andern Gruppe jenes ausfiel, ergeben sich nicht. Infolgedessen erscheint es mir ganz unmöglich, die Stigmen, wie Voss (21) es neuerlich wünscht, nach dem zugehörigen Segmente zu benennen. Bei der wechselnden Lage der Stigmen ist es einfacher und zweckmäßiger, dem Vorschlage Kolbes (7) zu folgen und sie mit den Ordnungszahlen ihrer Reihenfolge zu bezeichnen.

Erlangen, 1. März 1914.

Literaturverzeichnis.

1. Alt, W. Über das Respirationssystem von Dytiscus marginalis. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XCIX. 1912.
2. — Über das Respirationssystem der Larve von Dytiscus marginalis. Ebenda.
3. Amans. Sur la segmentation du thorax des Abeilles. Bulletin mensuell de l'acad. d. sciences et lettres de Montpellier. Nr. 4. 1911.
4. Brauer, F. Über das Segment médiaire Latreilles. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. zu Wien. Bd. LXXXV. Heft 4. 1882.
5. Handlirsch, A. Wieviele Stigmen haben die Rhynchoten. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. XLIX. 1900.
6. Janet, Ch. Recherches sur l'anatomie de la fourmi. 1900.
7. Kolbe, H. J. Einführung in die Kenntnis der Insekten. 1893.
8. Krancher, O. Der Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXXV. 1881.
9. Mammen, H. Über die Morph. der Heteropteren- und Homopterenstigmen. Zool. Jahrb. Morph. Bd. XXXIV. S. 121. 1912.
10. Neander, A. Zur Morphologie der Stigmen bei Äschniden- und Libelluliden-larven. Arkiv för Zoologi. Bd. VIII. Nr. 14.

11. PACKARD, A. S. On the distribution and primitive number of spiracles in Insects. Amer. Natural. Vol. VIII. 1874.
12. PALMÉN, J. A. Zur Morphologie des Tracheensystems. 1787.
13. REITTER, E. Die Käfer des deutschen Reiches. 1908.
14. SCHRÖDER, Chr. Handbuch der Entomologie. Kap. 5. Respirationsorgane von Prof. Dr. P. DEEGENER.
15. SNODGRASS, R. E. The thorax of Insects and the articulation of the wings. 1909.
16. — The thorax of the Hymenoptera. 1910.
17. SOLOWIOW, P. Bau der Stigmen bei den Larven von Cimbex. Zeitschrift f. wiss. Insektenbiologie. Bd. VI. 1910.
18. SPULER, A. Die Schmetterlinge Europas.
19. TÜMPEL, R. Die Geradflügler Mitteleuropas. 1911.
20. VOSS, Fr. Über den Thorax von Gryllus domesticus etc. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. LXXVIII. 1905.
21. — Referat über »ZANDER, Studien über die Honigbiene«. Zool. Centralblatt. Bd. XVIII. Nr. 25. 1912.
22. ZANDER, E. Die Gliederung des thoracalen Hautskeletts der Bienen und Wespen. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel V.

Gemeinsame Buchstabenbezeichnungen.

A, Abdomen;
B_1, 1. Bein;
B_2, 2. Bein;
B_3, 3. Bein;
d, Rückenschuppe;
Ep, Epimeron;
F_1, Vorderflügel;
F_2, Hinterflügel;
H, Haltere;
K, Kopf;
S_1, 1. Stigma;
S_2, 2. Stigma;
S_3, 3. Stigma;
Te, Tegula;
Ty, Tympanalorgan;
v, Bauchschuppe;
x, Versteifungsleiste;
I, II, III, 1.—3. Brustsegment;
IV, V, 1.—2. Hinterleibssegment.

Die Namen der einzelnen Species sind bei den Figuren angegeben.

Beitrag zur Kenntnis der Hemistominen.

Von

Richard Krause.

(Aus dem Zoologischen Museum zu Königsberg i. Pr.)

Mit 78 Textfiguren und Tafel VI.

Inhaltsverzeichnis.

A. Einleitung.

Ende Februar 1912 schlug mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Geh. Regierungsrat Professor Dr. Braun, vor, eine Revision der Familie der Holostomidae Brandes vorzunehmen. Sehr bald jedoch stellte es sich als unmöglich heraus, in der verfügbaren Zeit von drei Semestern die ganze Gruppe zu bearbeiten; deshalb sah ich mich genötigt, nur die Unterfamilie der Hemistomeae Brandes, richtiger Hemistominae, zu untersuchen. Auch hier habe ich noch Lücken lassen müssen, da ich mich bei zwei Arten auf die Schilderung der äußeren Formverhältnisse beschränken mußte, auch im übrigen histologische Einzelheiten nur in geringem Umfange berücksichtigen konnte. Zu diesem letzten Punkt sei zu meiner Entschuldigung angeführt, daß die gemachten Schnittserien bezüglich der Färbung nicht ausreichten und ein Ausprobieren einer neuen zweckmäßigeren mir zu zeitraubend gewesen wäre. Eine neuere Arbeit, die in dieser Beziehung Anhaltspunkte bietet, kam mir leider erst zu Gesicht, als meine Untersuchungen so gut wie abgeschlossen waren. Statt dessen habe ich mehr Gewicht auf das Exkretionssystem gelegt, da dieses für eine Anreihung der Holostomiden an andre Trematodengruppen, wie der Distomen, von nicht zu verkennender Bedeutung ist.

Inwieweit die Gattung *Hemistomum* Diesing, in der ich zunächst noch alle Hemistominen belasse, auch in Zukunft als einheitlich anerkannt werden kann, soll am Schlusse der Arbeit erörtert werden.

Doch zunächst sei es mir gestattet, Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. BRAUN meinen wärmsten Dank für die stets bereite Hilfe auszusprechen, insonderheit auch für die Besorgung des Materials und die Benutzung seiner reichhaltigen Privatbibliothek. An nächster Stelle sei Herrn Professor Dr. LÜHE mein herzlichster Dank gesagt für die vielen praktischen Ratschläge, die mir unter anderm auch bei der Anfertigung von Zeichnungen sehr zustatten kamen.

Weiterhin bin ich Herrn Professor Dr. THIENEMANN-Rossitten zu vielem Dank verpflichtet, da er es sich nicht nehmen ließ, bei meinen beiden längeren Sammelexkursionen nach Rossitten mir jederzeit Vögel zur Sektion zu besorgen. Den Direktoren des Kgl. Zoologischen Museums zu Berlin, der Kgl. Zoologischen Staatssammlung zu München und des k. k. Hofmuseums zu Wien bin ich für die Überlassung des kostbaren Materials sehr verbunden. Endlich hätte ich noch Herrn Oberlehrer MAX UNGER-Marienwerder und Herrn cand. med. PAUL HOLZKI-Königsberg i. Pr. auch an dieser Stelle meinen besten Dank für die Hilfe auszusprechen, die sie mir bei der Übersetzung der lateinischen Literatur zuteil werden ließen.

Der Bequemlichkeit wegen habe ich die Nummer des Literaturverzeichnisses im Text in Klammern hinter den Autornamen gesetzt. Außerdem sind folgende Abkürzungen eingeführt:

B.S. = Sammlung des Zoologischen Museums zu Berlin.

Kbg.S. = Sammlung des Zoologischen Museums zu Königsberg i. Pr.

M.S. = Zoologische Staatssammlung München.

W.S. = Sammlung des k. k. Hofmuseums zu Wien.

Fl. = Flasche.

B. Allgemeiner Teil.

I. Geschichte der Familie.

Die Hemistominae Brandes sind eine Unterfamilie der Holostomidae Brandes und umfassen etwa 20 nah verwandte Trematoden, die im Darm von Vögeln und Säugern leben, und durch eine besondere Körperform ausgezeichnet sind.

Ein geschichtlicher Überblick über unsre Gruppe ist schon in der Dissertation von BRANDES (6) enthalten. Da aber darin einige wichtige Arbeiten nicht mitberücksichtigt und die Angaben über die Hemistominen etwas zerstreut sind, so ist es wohl berechtigt, wenn ich nochmals die Hauptpunkte durchgehe.

Die erste Kunde von Vertretern unsrer Unterfamilie findet sich im

Jahre 1782 bei GOEZE (27), der *Hemistomum alatum* im Darm vom Fuchs gefunden hat und es zu dem Geschlecht *Planaria*, Plattwurm, rechnet. Die Körperform ist von dem Autor gar nicht verstanden, die Abbildung ganz phantastisch. Diese Irrtümer werden 1790 von ABILDGAARD (1) richtig gestellt, der auch Mund- und Bauchsaugnapf entdeckt. Erst im Jahre 1802 beschreibt RUDOLPHI (60) eine zweite Art, die er *Fasciola excavata* nennt. Auch hier wird die Körperform teilweise nicht richtig aufgefaßt.

Gegen RUDOLPHI wendet sich 1816 NITZSCH (49) und macht in treffender Weise darauf aufmerksam, daß diese Arten eine erste Unterabteilung seines neuen, scharf abgegrenzten Genus *Holostomum* bilden. Hervorzuheben ist noch, daß der Autor den hinteren Porus als gemeinsame Ausmündungsstelle der Geschlechtsorgane erkennt. RUDOLPHI (61) läßt sich jedoch nicht beeinflußen und zählt die Arten zu den Distomen. Im Jahre 1819 bereichert er (62) unsre Kenntnis durch drei neue Formen, NITZSCH (50) ebenfalls durch eine, so daß jetzt schon sechs bekannt waren. Der letztere spinnt seine Auffassung über die Abgrenzung der Holostomen weiter aus und liefert gute Beschreibungen einzelner Species. Ein eigentümliches Organ, das sich im Vorderkörper oft deutlich bemerkbar macht, bezeichnet er als »Bauchwülste«.

Doch findet NITZSCH wenig Anklang, da sich WESTRUMB (78) und BREMSER (12) vollkommen an RUDOLPHI anschließen, erst DE BLAINVILLE (3) und CREPLIN (16) unterstützen 1828, bzw. 1829 seine Ansicht.

Auf Grund einer Abbildung von BREMSER (12) bringt uns CREPLIN in derselben Arbeit eine neue siebente Form, die 1831 von MEHLIS (43) ganz vorzüglich beschrieben wird. Der Forscher beobachtet zum ersten Male richtig die Hoden und die Verteilung der Dotterstöcke (die er jedoch für die Ovarien hält). In demselben Jahr fördert GURLT (28) eine ganz irrtümliche Auffassung über die Geschlechtsorgane von *H. alatum* zutage: die Haftwülste sollen Hoden sein, vor ihnen will er die männliche Öffnung gesehen haben, die einen Penis aufweist.

Die nächste größere Arbeit stammt aus dem Jahre 1845 von DUJARDIN (23), der alle Arten aufreiht und noch eine achte aufstellt. Sieben rechnet er zu den Holostomen, die achte, *H. trilobum* (Rudolphi), zu den Distomen. Die Beschreibungen sind ganz brauchbar. Irrtümlich ist die Vermutung, daß der Bauchsaugnapf die männliche, der hintere Porus die weibliche Öffnung sein solle; das Haftorgan spricht er als Hoden an. BLANCHARD (4) läßt 1847 eine eingehendere Beobachtung über *H. alatum* erscheinen, bei dem er jedoch Ventral- und

Dorsalfläche verwechselt. Wichtiger sind seine Angaben über die Exkretionsorgane, die er mit Hilfe von Injektionen teilweise richtig erkannt hat.

Eine weitere Arbeit bietet uns 1850 DIESING (20), der für unsre Trematodengruppe die Gattung *Hemistomum* gründet, die von dem Genus *Holostomum* scharf abgegrenzt ist. Merkwürdig ist seine Auffassung über die Fortpflanzungsorgane. Er stellt nämlich die Vermutung DUJARDINS über die Geschlechtsöffnungen als Tatsache hin, das Haftorgan hält er wie jener Autor für die Hoden. Von diesem Gesichtspunkt aus teilt er auch die Gattung ein: er unterscheidet Hemistomen mit deutlich sichtbaren und solche mit weniger sichtbaren Hoden. Diese Gruppierung wäre zwar berechtigt, doch führt sie DIESING nicht scharf genug durch, da er *H. excavatum*, wo der Haftapparat oft kaum sichtbar ist, zu der ersten Abteilung zählt. Die Speciesbeschreibungen sind sehr dürftig. Vom morphologischen und anatomischen Standpunkt aus betrachtet, bleibt also wenig Bemerkenswertes übrig. Der Hauptwert der Arbeit von DIESING ruht in der scharfen Absonderung der Gruppe, in einer lückenlosen Literaturzusammenstellung und in der Neuaufstellung von vier Arten, so daß jetzt im ganzen zwölf bekannt sind. Von diesen neuen Species stammen drei aus dem in den zwanziger Jahren des 19. Jahrhunderts von NATTERER in Brasilien gesammelten Material, die vierte aus Steiermark. Seltsam ist, daß der Autor die brasilianische Form *H. grande* (Diesing) zur Gattung *Diplostomum* v. Nordm. zählt, die nur Holostominenlarven umfaßt, trotzdem er bei den Tieren Eier festgestellt hat. Eine dreizehnte Art habe ich hier nicht mitgerechnet, da sie mit einer andern identisch ist.

Bis zum Jahre 1888 folgen einige kleinere Arbeiten über einzelne Species, die teilweise recht wichtig sind. DIESING (21) bietet 1855 vorzügliche Figuren zu seinen vier neuen Arten, WEDL (76) 1857 eine leidlich brauchbare Beschreibung und Abbildung von *H. trilobum* Rudolphi. OLSSON (53) trägt 1876 sehr zur Kenntnis von *H. spathaceum* und *alatum* bei, das erste zählt er jedoch zu den Diplostomen v. Nordmann, da die Geschlechtsorgane wie bei jener Gattung im Hinterkörper liegen. Die halbmondförmigen, quergestrichelten Gebilde zu den Seiten des Pharynx werden als »Kopfdrüsen« bezeichnet. Im nächstfolgenden Jahre stellt von LINSTOW (34) irrtümlich eine neue Species auf, die mit *H. spathaceum* identisch ist; die Kopfdrüsen werden als »Reservoirs von Leimdrüsen« angesprochen. ZÜRN (83) bewegt sich 1882 bei einer Beschreibung von *H. alatum* vollkommen im Fahrwasser DIESINGs und übernimmt dessen Irrtümer.

Im Jahre 1888 folgt dann eine Arbeit von Brandes (6) über »die Familie der Holostomeae« und 1890 ein Abdruck derselben (7) mit drei Tafeln unter dem Titel »die Familie der Holostomiden«. Die große Gruppe der Holostomidae teilt der Autor in drei Unterfamilien, von denen uns nur die beiden ersten »Diplostomeae Brandes« und »Hemistomeae Brandes«, richtiger Diplostominae und Hemistominae, näher angehen. Hervorzuheben ist, daß unsre Trematodenabteilung als Unterfamilie erkannt wird. Doch trennt Brandes die Species nicht scharf von den Diplostominae, da er drei von unsren Helminthen in die Gattung *Diplostomum* einreiht. Die Hemistominae sind nur durch die Gattung *Hemistomum* Diesing vertreten.

Auf die Literatur der Arten geht der Autor kaum ein, denn nur so ist es erklärlich, daß ein längst bekannter und von Bremser (12) sehr gut abgebildeter Trematode als neue Species hingestellt wird und zwei unbekannte unter alte Namen eingereiht werden. Die systematischen Anschauungen haben sich als verfehlt herausgestellt, so z. B. auch darin, daß jene drei Species zur Gattung *Diplostomum* gezählt werden. Im ganzen werden 17 Vertreter unsrer Unterfamilie aufgereiht, von denen 11 so unzulänglich beschrieben sind, daß ein Bestimmen danach kaum möglich ist. In der Anatomie habe ich viel Irrtümer nachweisen können, gar nicht den Tatsachen entsprechend ist die Beschreibung des Verlaufs der männlichen Leitungswege. Auch heute noch sind die Worte von Brandes gültig, die dem geschichtlichen Teil seiner Dissertation entnommen sind: »Wenn wir zurückblicken auf die Entwicklung unserer Erkenntnis von der zu besprechenden Familie, muß es uns wunderbar erscheinen, daß trotz der vorzüglichen Untersuchungen eines Nitzsch bis auf unsere Zeit nicht einmal die äußere Körperform aller Hauptvertreter dieser kleinen Familie genügend bekannt ist«.

Im Jahre 1893 gibt Braun (9) im Band »Vermes« von »Bronns Klassen und Ordnungen des Thierreichs« eine zusammenfassende Darstellung über die Gesamtkenntnis der großen Familie der Holostomidae. Von demselben Autor folgen 1894 zwei Berichte (10, 11) über die Larvenformen von zwei Arten, die experimentell durch die Gebrüder Ehrhardt festgestellt werden. Aus diesen Versuchen ergibt sich auch, daß die Jugendformen der Hemistominen im Genus *Diplostomum* v. Nordm. zu suchen sind.

Railliet (55) schlägt 1896 für *Hemistomum* den Gattungsnamen *Conchosomum* vor, da dieser besser die Besonderheiten der Körperform treffe als der alte. Hiernach richtet sich 1898 Stossich (73), der zwei

Species *Conchosoma* nennt. Im Jahre 1904 stellt JOHNSTON (29) aus australischen Vögeln zwei neue Arten unsrer Gruppe auf, die somit aus einem dritten Erdteil bekannt wird. v. LINSTOW (38) beschreibt 1906 eine neue Species, die mit einer andern aus der Arbeit von BRANDES (6, 7) identisch ist. Eine letzte Zusammenstellung unsrer Helminthen folgt 1909 von LÜHE (40), der in BRAUERS »Süßwasserfauna« eine kurze Diagnose der meisten europäischen Arten zu Bestimmungszwecken gibt.

Endlich hätte ich noch MATARÉ (42) zu erwähnen, der zum erstenmal eine Hemistominenlarve näher untersucht hat. Er bezeichnet sie jedoch mit Unrecht als eine *Tetracotyle*, unter denen man nach den Versuchen der Gebrüder EHRHARDT (10, 11) Holostominenlarven versteht.

II. Methode.

Die Erhaltung des mir zur Verfügung stehenden Materials war zum Teil wegen seines Alters so schlecht, daß man von dem innern Bau im Totalpräparat nicht einmal die Hoden und noch viel weniger andre Einzelheiten erkennen konnte. In fast demselben Maße war die Dicke des Körpers auch bei gut konservierten Tieren so hinderlich, daß keine sicheren Schlüsse für eine Systematik zu ziehen waren. Infolgedessen sah ich mich, um ein klares Bild zu geben, genötigt, eine Rekonstruktion der Organe nach Schnittserien vorzunehmen. Zu diesem Zwecke genügte eine Schnittdicke von 10 μ.

Gut erhaltenes Material wurde mit Boraxkarmin (BLOCHMANN) gefärbt, bei maceriertem lieferte nur Safranin gute Resultate, Thionin gar keine. Bei Serien von 5 μ habe ich auch WEIGERTS Eisenhämatoxylin + VAN GIESONsche Flüssigkeit mit Vorteil verwandt.

Diese Färbungen reichen jedoch für die Haftdrüsen nicht aus, wie es auch schon MATARÉ (42) bemerkt hat. In dessen Arbeit sind in dieser Beziehung Fingerzeige angegeben, die sich sicher auch bei den Hemistominen als brauchbar erweisen werden.

III. Allgemeine Organisation der Hemistominen.

a. Äußere Verhältnisse.

1. Größe.

Die Größe der Hemistominen ist im allgemeinen nicht bedeutend. Bei den meisten Species beträgt die Länge 2—3 mm, zwei Arten haben im Minimum nur 0,77 mm, *H. clathratum* erreicht im Maximum 6,5 mm. Nicht unerwähnt lassen will ich noch die beträchtliche Variabilität

der Länge bei den einzelnen Species, sie schwankt z. B. bei *H. spathaceum* von 1,5—4, 0 mm.

2. Körperform.

Die Hemistominae sind durch eine sehr charakteristische Gestalt ausgezeichnet. Der Körper ist nämlich meistens recht scharf in zwei Abschnitte geteilt (Fig. 1, 3, 4), zwischen denen sich oft sogar eine mehr oder weniger tiefe Einschnürung befindet (Fig. 2, 3, 7, 8).

Das Längenverhältnis der beiden Körperteile wechselt, da der Hinterkörper bei einer Art (Fig. Y_2) bis fünfmal, bei einer andern der Vorderkörper (Fig. Q_2) bis dreimal länger ist als der andre Teil. Bemerkenswert ist auch, daß dieses Verhältnis bei derselben Art oft stark variiert, bei *H. alatum* und *spathula* ist z. B. der vordere Abschnitt im Minimum einhalbmal, im Maximum bis dreimal so groß wie der hintere. Die größte Breite findet sich stets im Vorderkörper, sie kann die des Hinterkörpers nur um ein Geringes übertreffen (Fig. 2) oder um ein Mehrfaches (Fig. A_3). Die Achsen beider Körperteile bilden bei einigen Species stets eine gerade Linie, bei andern sind sie oft auf der Dorsalfläche gegeneinander geneigt (Fig. Q_2) oder auch scharf gewinkelt, sogar bis zu 90°. Mitunter ist das Vorder- oder Hinterende allein dorsalwärts zurückgebogen.

Der Vorderkörper ist recht mannigfach geformt, sein Umriß ist lang gestreckt elliptisch (Fig. M_1) oder auch sehr breit eiförmig (Fig. 5). Stets ist er abgeflacht, meist sogar lamellenartig und ähnelt im einfachsten Fall einem blattartigen Gebilde (Fig. A_3). Etwas komplizierter wird die Gestalt nach Brandes ([7], S. 550), »wenn wir uns das Blatt nach der Ventralseite zu gekrümmt denken: die Körperregion hat dann das Aussehen eines Löffels (Fig. M_1). Sind die Seitenränder noch weiter entwickelt und samt dem hinteren Rande, mit dem zusammen sie eine fortlaufende Lamelle bilden, bauchwärts eingeschlagen, so kann man den Bau des Vorderkörpers am besten mit einer Hohlschaufel (Fig. 4, C_1) vergleichen, die an ihrem hinteren Ende überdacht ist«. Bei manchen Arten (Fig. 7, 8) kann die Lamelle sogar so weit eingeschlagen sein, daß fast die ganze Ventralfläche verdeckt wird.

Diese eigenartige und für die Hemistominae charakteristische Gestalt des Vorderkörpers geht nach Brandes ([7], S. 515) Hand in Hand mit der Entwicklung eines mannigfach gestalteten Gebildes, des sogenannten Haftapparates oder Haftzapfens. Dieses Organ liegt hinter dem Bauchsaugnapf und bedingt ([7], S. 555) »durch seine verschiedene Ausbildung das mannigfache Verhalten der Lamelle.« Bis

hierhin pflichte ich BRANDES vollkommen bei, teilweise jedoch nur bei der Beschreibung des äußeren Habitus des Haftapparates: »Wir finden ([7], S. 551) entweder in einer geringen Erhebung eine Höhlung, in welcher eine größere Anzahl längerer oder kürzerer Papillen sichtbar werden, oder einen pilzhutförmigen Zapfen oder aber einen langen Wulst, der fast in seiner ganzen Ausdehnung mit der Bauchwand des Helminthen verwachsen ist«.

Nach meinen Untersuchungen kann man bei den Hemistominae zwei Haupttypen des Zapfens unterscheiden. Der eine umfaßt die beiden ersten von BRANDES geschilderten Formen zusammen und kommt bei den meisten Arten vor. Der Haftapparat hat hier im Umriß etwa kreisförmige Gestalt (Fig. 3, C_1, M_1, *z*) und ist ziemlich klein, sonst aber recht mannigfaltig. In einem extremen Zustand ragt er weit vor, ist dann pilzhutförmig (Fig. M_1, *z*) und hat eine abgerundete, ziemlich glatte Oberfläche und verjüngte Basis (Fig. *D*, *E*, *z*), in einem andern ist er wenig sichtbar (Fig. 1, 2, *z*) infolge einer tiefen medianen Furche (Fig. *F*, *z*) oder einer tiefen Einstülpung, so daß fast ein Hohlraum entsteht. In diesen letzten Zustand reihe ich auch die Form des Organes ein, wie sie BRANDES bei *H. grande* (Diesing) ([7], Taf. XXXIX, Fig. 14) abbildet, wo sich im Innern eine große Höhlung findet. Die zurückgezogene oder eingestülpte Oberfläche ist, da sie auf einen kleineren Raum zusammengedrängt wird, natürlich sehr unregelmäßig und springt in Falten und Höckern vor (Fig. *F*, *z*). Es sind dieselben Bildungen, die BRANDES als »Papillen« anspricht, in Wirklichkeit es jedoch nicht sein können, da sie nach meinen Beobachtungen nicht konstant sind (selbstverständlich bezieht sich diese Beschreibung nur auf unsre Hemistominen und nicht auf die Holostomiden aus Krokodilen). Dies sind die Befunde am konservierten Material. Welche Form des Organs beim lebenden Tier vorherrscht, kann ich jetzt nicht entscheiden. Die verschiedenen Zustände des Haftapparates sind übrigens schon bei *H. excavatum* von RUDOLPHI (60) beobachtet worden, nach welchem die »Bauchwarze«, unser Haftorgan, »ein- und ausgeschoben ward«.

Der zweite Typus des Haftapparates ist der zuletzt von BRANDES geschilderte und kommt bei drei Arten vor (Fig. Q_2, 6, 7, 8, *z*). Der Zapfen ist hier im Umriß langgestreckt elliptisch, ragt mehr (Fig. G_2, *z*) oder weniger (Fig. O_2, P_2, *z*) weit hervor und bedeckt etwa $^1/_2$ bis $^3/_4$ der ganzen Länge des Vorderkörpers. Median ist stets eine Furche (Fig. G_2, O_2, *z*) vorhanden, die ihn in zwei Wülste (Fig. Q_2, 7) teilt, die der Länge nach verwachsen zu sein scheinen. Diese Gestalt des Haftapparates möchte ich mit Haftwülste bezeichnen.

In diese beiden Typen paßt nicht ganz die Form des Zapfens von *H. spathula* (Fig. 4, *z*) hinein, und es scheint fast einen Übergang darzustellen. Der Umriß ist hier ebenfalls langgestreckt-elliptisch, doch ist es lange nicht so umfangreich wie z. B. bei *H. alatum* (Fig. 8, *z*). Stets war median eine flache Furche vorhanden, niemals fand ich es vorgestülpt oder weit zurückgezogen. Der äußere Aufbau hat also mit den Haftwülsten eine gewisse geringe Ähnlichkeit, der innere ist jedoch derselbe wie beim ersten Typus.

Das Vorderende ist bei manchen Arten abgerundet und ohne besondere Kennzeichen (Fig. 4, 5), bei andern machen sich zu den Seiten des Mundsaugnapfes und Pharynx sogenannte »Kopfdrüsen« (Fig. 1, 2, 3, 6, *kdr.*) oder tentakelartige Bildungen (Fig. 8, *t*) bemerkbar. Die Kopfdrüsen stellen einen ziemlich scharf abgegrenzten Komplex dar, der eine Dreiteilung des Vorderendes veranlassen kann (Fig. 1, 3). Die Form ist verschieden. Bei drei Arten (Fig. 1, 2, 3) sind sie etwas vorgewulstet, im Umriß elliptisch oder hufeisenförmig und liegen direkt an der vorderen seitlichen Körperkontur, bei zwei andern (Fig. 6) machen sie sich als kleine grubige Vertiefungen bemerkbar, die auf der Ventralfläche ein kurzes Stück vom Vorderrand entfernt liegen.

Der Hinterkörper zeigt in der Form einfache Verhältnisse. Er gliedert sich entweder direkt an den Vorderkörper an (Fig. 4, 7) oder ist auch in dessen hintersten Teil auf der Dorsalfläche eingefügt. Auf diese Weise kann durch den frei hervorragenden, lamellösen Vorderkörper der vorderste Abschnitt des Hinterkörpers verdeckt werden (Fig. 1, A_3). Bei fast allen Arten ist dessen Querschnitt kreisförmig, bei zweien (Fig. Z_2, B_3) allein breiter als dick. Meist hat der Hinterkörper ungefähr zylindrische (Fig. 7), manchmal keulenförmige (Fig. 1) oder ellipsoidische (Fig. 5), nur selten kegelförmige (Fig. 2, Z_2) Gestalt. Das Hinterende ist abgerundet. Nahe diesem deutet auf der Dorsalfläche eine querspaltförmige oder querelliptische oder auch kreisförmige Vertiefung (Fig. T_1, 7, *ga*) das Genitalatrium an, in dem der Genitalkegel, wenn vorhanden (Fig. V_2, W_2, *gk*), sichtbar sein kann.

b. Anatomie.

1. Cuticula, Muskulatur und Parenchym.

Über die Cuticula der Hemistominae ist bisher nichts bekannt geworden, wohl aber über die Diplostominae Brandes und eine Holostominenlarve, die ich zum Vergleich heranziehen möchte. Bei *H. alatum* ist die Cuticula 0,0054—0,0072 mm dick und läßt eine Querstrichelung deutlich hervortreten (Fig. R_2, *c*). Diese kommt dadurch

zustande, daß in eine mehr homogene Masse, die bei BLOCHMANNfärbung sehr hell bleibt, kleine Stäbchen (Fig. *J*, *st*) von dunkler Farbe eingebettet sind, die nur an einzelnen Stellen über die Oberfläche hervorragen, und hier als Stacheln anzusprechen sind. Auch bei *H. pedatum* hat BRANDES solche gefunden. Im auffallenden Gegensatz zu *H. alatum* steht die Dicke der Hautschicht bei *H. spathaceum* und *H. attenuatum*, wo sie einen Durchmesser von nur 0,0014—0,0021 mm hat und jene so sehr in die Augen springende Querstrichelung nicht deutlich hervortreten läßt.

Interessante Verhältnisse berichtet MATARÉ (42) über die Cuticula der Hemistominenlarve aus dem Hirn von *Phoxinus laevis*. Hier besteht sie ([42], S. 511) »aus zwei Schichten, einer äußeren dicken, die im Profil durch eine feine Querstrichelung dunkler erscheint, und einer hellen homogenen, viel dünneren, welche von der ersten durch eine scharfe Grenze abgesetzt ist. Diese letzte allein kommt an Dicke im Verhältnis zur Größe des Tieres der Cuticula der von POIRIER beschriebenen Diplostomen gleich und bleibt auch dem Tier bei der Maceration viel länger erhalten als die äußere .... Dieser Umstand läßt es als möglich erscheinen, daß allen Holostomen noch eine äußere Cuticularschicht von eigenartigem Bau zukommt, denn es ist nicht wahrscheinlich, daß sie nur eine so dünne Cuticula haben sollten, wie sie POIRIER ihnen zuschreibt«. Infolgedessen nimmt MATARÉ es als möglich an, daß den Holostomen die äußerste Schicht leicht verloren gehen kann; er glaubt auch bei einigen konservierten Tieren auf der Oberfläche Fetzen bemerkt zu haben. Ob MATARÉ hier jedoch auf dem richtigen Wege ist, erscheint mir deshalb zweifelhaft, als ich dieselben Beobachtungen bei der dünnen Cuticula von *H. spathaceum* und *attenuatum* hätte machen müssen, was jedoch nicht der Fall ist.

Die äußere Cuticularschicht zeigt bei der Larve ähnliche Verhältnisse wie bei *H. alatum*, da nach MATARÉ »in eine homogene helle, vielleicht dickflüssige Grundsubstanz überaus kleine Prismen eingetaucht zu sein scheinen«. Vielleicht hat MATARÉ die »kleinen Prismen« nicht als Stacheln erkannt, dies ist deshalb denkbar, weil ich sie bei *H. alatum* stellenweise auch nicht als solche ansprechen konnte.

Der Hautmuskelschlauch besteht wie bei den Holostomiden aus Krokodilen (54) und den meisten Trematoden aus einer äußeren dünnen Ringfaserschicht, einer darauf folgenden Längs- und endlich einer aus zerstreuten Bündeln bestehenden Diagonalfaserschicht (Fig. R_2, *rm*, *lm*, *dgm*). Bei *H. alatum* haben alle drei zusammen etwa die Dicke der Cuticula.

Eine dorsoventrale Muskulatur ist allein im Vorderkörper vorhanden, sie macht sich als dünne, mitunter ziemlich dicht liegende Fasern bemerkbar (Fig. *J*, *dvm*). Stärkere Bündel finden sich im medianen Teil des Zapfens (Fig. *D*, *dvm*) bei den Species, bei denen das Organ zurückgezogen werden kann.

Besonders kräftig sind innere Längsmuskeln entwickelt, die am Vorderende inserieren (Fig. *A*, *lm*) und mehr oder weniger weit von der Körperwand entfernt bis zum Hinterende ziehen (Fig. *C*, *L*, L_1, *lm*). Im Hinterkörper werden sie allmählich dünner, die auf der Dorsalseite verlaufenden setzen an die vordere Wandung des Atriums an (Fig. N_2, X_2, *lm*); entgegen Brandes habe ich sie auch auf der Ventralseite zwischen den Dotterstockfollikeln konstatieren können (Fig. *L*, *P*, *lm*). Aus der hauptsächlichen Anordnung in der Dorsalseite ergibt sich auch die Funktion; sie müssen nämlich eine Neigung der beiden Körperteile gegeneinander bewirken. Die ventralen Fasern sind vielleicht als Antagonisten aufzufassen.

Diese letzteren sind bei *H. spathaceum* im Vorderkörper viel zahlreicher (Fig. *C*, *lm*) als im Hinterkörper (Fig. *L*). Ein Teil von ihnen verläuft seitlich am Haftapparat vorbei und bildet die wenigen, ventral liegenden Bündel des Hinterkörpers, ein andrer innerer scheint zuletzt wie bei Matarés Hemistominenlarve in querer Richtung in großem Bogen durch die hintere Region des Haftorgans zu ziehen und muß dann natürlich eine besondere Wirkung ausüben. Sie besteht darin, daß der Mundsaugnapf jederzeit zum Haftapparat hingebeugt und umgekehrt dieser in die Nähe des festgehefteten Saugnapfes gebracht werden kann. Zwar habe ich nur konserviertes Material benutzt, doch hat v. Nordmann (51) jene Bewegung bei *Diplostomum volvens* und Mataré (42) bei seiner Hemistominenlarve beobachtet. Eine Krümmung des vorderen Teils nach hinten war ebenfalls mitunter an den konservierten Würmern vorhanden.

Spezielles über den Verlauf der innern Längsmuskeln kann ich hier gleich anfügen. Bei *H. spathaceum* liegen sie ventral und dorsal hauptsächlich in der Wandung der Exkretionsgefäße (Fig. *C*, *L*, *lm*), bei *H. attenuatum* im Hinterkörper in den Exkretionsorganen in dünnen Parenchymsträngen (Fig. E_1, L_1, *lm*).

Über das Parenchym ist sehr wenig zu sagen. Unter der Körperwandung ist es sehr kernreich und folglich engmaschig, weiter nach innen weitmaschig. Im Hinterkörper, wo die Geschlechts- und Exkretionsorgane den größten Teil einnehmen, bedeckt es die einzelnen Teile nur in dünnen Lagen (Fig. *Q*, E_1).

2. Saugnäpfe und Darm.

Der ganze Darmtractus bietet, wie schon BRANDES ([7], S. 553) bemerkt, »nur geringes Interesse, da er in seinem anatomischen wie histologischen Verhalten im allgemeinen dem anderer Trematodenfamilien entspricht. Innerhalb der Familie selbst kommen nur Größenunterschiede in Betracht«. Hinzufügen kann ich hier gleich, daß die Größe der Saugnäpfe und des Pharynx infolge der stark wechselnden Körpergröße bei derselben Species verschieden sein kann.

Der fast kuglige Mundsaugnapf liegt am vordersten Ende des Tieres (Fig. 1, 2, *ms*), die Mundöffnung ein wenig subterminal (Fig. P_2, *ms*). Der Durchmesser schwankt zwischen 0,038 und 0,11 mm, nach DUJARDIN (23) sogar bis 0,16 mm. Auffallend ist, daß er bei den Arten mit wenig umfangreichem Haftapparat fast stets größer als der Pharynx ist (Fig. 1, 2, 3, *ms*, *ph*), während er dagegen gegenüber jenem Organ bei *H. alatum* etwas (Fig. 8) und bei *H. clathratum* (Fig. 7) stark zurücktritt, bei denen die Haftwülste mächtig entwickelt sind. Bei *H. cordatum* mit ebenfalls mächtigem Haftapparat ist er vollständig zurückgebildet.

Der Bauchsaugnapf findet sich vor oder hinter der Mitte des Vorderkörpers (Fig. 1, 3, 8, *s*), bei manchen Species kann er vom Haftzapfen teilweise verdeckt sein, bei andern (Fig. B_2, 7, *s*) ist dies stets der Fall. Er hat querelliptischen, sehr selten annähernd kreisförmigen Umriß und kann vorgestülpt werden (Fig. *J*, *s*). Die Länge schwankt zwischen 0,036 und 0,12 mm, die Breite zwischen 0,040 und 0,14 mm. BRANDES meint ([7], S. 554), daß der Bauchsaugnapf »bei denjenigen Arten, deren vordere Körperregion einen Längswulst trägt, vollständig funktionslos geworden zu sein scheint. Erklärlich ist auf diese Weise auch sein Fehlen bei *Hemistomum cordatum*«. Bei *H. clathratum* dürfte dies zutreffen, bei *H. alatum* hat er dagegen eine beträchtliche Größe (Fig. 8, *s*).

Auf den Mundsaugnapf folgt bei einigen Arten ein deutlich sichtbarer Präpharynx (Fig. 6, *pph*), der bei *H. pseudoclathratum* 0,032 mm lang und 0,018 breit ist, bei andern war ein solcher im Totalpräparat nicht sichtbar (Fig. 3, 5). Die Länge des breit ellipsoidischen Pharynx schwankt zwischen 0,040 und 0,20 mm, die Breite zwischen 0,017 und 0,155, angeblich bis 0,2 mm. Meist ist er etwas kleiner als der Mundsaugnapf, bei den Species mit Haftwülsten dagegen manchmal beträchtlich größer (Fig. 7, *ph*). Am mächtigsten ist er anscheinend bei *H. cordatum* entwickelt, wo der Mundsaugnapf fehlt.

Auf den Pharynx folgt ein kurzer Oesophagus (Fig. 1, 2 *oe*), der eine Länge von 0,032—0,11 mm hat. An ihn schließen sich die beiden Darmschenkel an, die bis zum Hinterende des Körpers ziehen. Sie gehen in mehr (Fig. A_3) oder weniger (Fig. 1, *d*) spitzem Winkel aus dem Oesophagus hervor und verlaufen meist bis zum Haftapparat ungefähr parallel (Fig. 2, *d*) in einem Abstand von 0,063—0,20 mm. In der Höhe des Zapfens ist ihr Verhalten verschieden. Bei fast allen Species mit kleinem Haftorgan bleiben sie in der Lamelle (Fig. *E*, *F*, *d*) und rücken nur weiter auseinander; eine Ausnahme macht *H. confusum*, wo sie schon im Haftzapfen selbst liegen. Bei den Arten mit Haftwülsten liegen die Schenkel entweder auf der Grenze des Zapfens und der Lamelle (Fig. O_2, *d*) oder in der Verbindungsbrücke der Wülste mit dem Körper (Fig. G_2, *d*). Gemeinsam ist bei diesen Species, daß ihr Abstand am Anfang gering ist und erst weiter nach hinten mehr zunimmt; zuletzt biegen die Darmschenkel wieder in die Lamelle zurück. Im Hinterkörper ist ihre Lage gleichartiger. Auf der Grenze von beiden Körperteilen wenden sie sich zur Ventralfläche (Fig. *P*, *d*) hinüber, wo sie auch bleiben. Sie ziehen, wenn Dotterstockfollikel hier vorhanden sind, dorsal von diesen (Fig. V, G_1, *d*) und sind bei einigen Arten stark genähert (Fig. *Q*), bei andern weiter von einander entfernt, meist verlaufen sie ventral von den Hodenschenkeln (Fig. *W*, P_1).

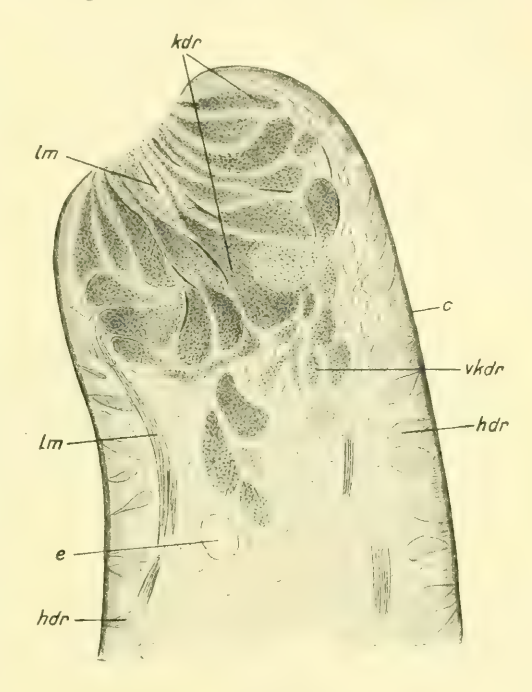
3. Hautdrüsen, Kopfdrüsen und Tentakeln.

Einzellige Hautdrüsen sind anscheinend nur bei einigen Hemistominen vorhanden, und wenn sie da sind, liegen sie ausschließlich im Vorderkörper. Festgestellt habe ich sie bei *H. spathaceum, excavatum* und *confusum*, wo sie sich in großer Menge finden. Die Zellen haben keulen- oder birnförmige Gestalt (Fig. *A*, *hdr*) und sind bei der ersten Art bis 0,019 mm lang und bis 0,0077 breit, bei der zweiten bis 0,022 mm lang und bis 0,0090 breit. Sie färben sich mit Blochmann grün und zeigen einen fein gekörnelten Inhalt, die Kerne waren schlecht färbbar. Bei *H. confusum* waren die Zellen wegen der ungenügenden Erhaltung des Materials nicht meßbar. Nicht sicher erscheint es mir, ob sie auch bei *H. attenuatum* vorkommen. Hier sind nämlich anscheinend in der zweiten Hälfte des Vorderkörpers Drüsenzellen vorhanden, bei denen ich jedoch nicht das verjüngte Ende erkennen konnte. Bei den andern Hemistominenarten habe ich nichts von Hautdrüsen bemerken können, vielleicht liegt es auch an der Erhaltung des Materials. Bei *H. alatum, clathratum* und *pseudoclathratum* sind möglicherweise dicht unter der ventralen Oberfläche des Haftapparates liegende Secretanhäufungen

als solche anzusprechen (Fig. G_2), doch kann ich es nicht entscheiden.

Bei einigen Species finden sich zu den Seiten des Mundsaugnapfes eigentümliche Gebilde (Fig. 1, 2, 3, 6, 8), die schon den älteren Helminthologen aufgefallen sind. Man kann darin drei Typen unterscheiden, von denen zwei nähere Beziehungen zueinander haben.

Man sieht nämlich bei *H. spathaceum* (Fig. 1), *excavatum* (Fig. 2) und *confusum* (Fig. 3) an jener Stelle dunkel gefärbte Pakete (*kdr*), die ziemlich scharf abgegrenzt sind, meist quer gestrichelt erscheinen und einen elliptischen oder halbmondförmigen Umriß haben. Sie stellen den ersten Typus dar und können eine Dreiteilung des Vorderendes veranlassen (Fig. 1, 3).



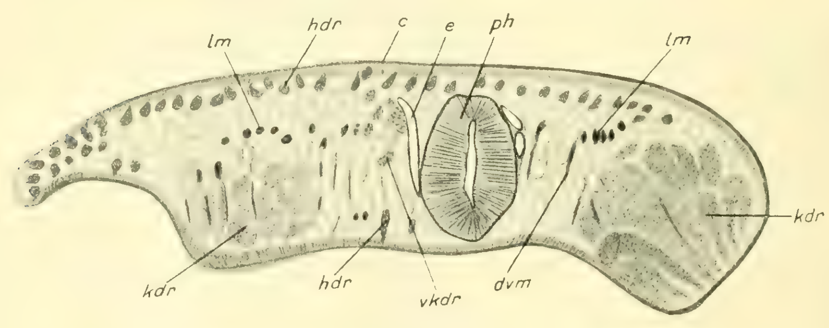
Textfig. *A*.

H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn. (Kgb. S., Fl. 10 323 Nr. 6.) Sagittalschnitt durch die Kopfdrüsen. 400 : 1. G. BURDACH gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *B*.

OLSSON (53) hat diese Komplexe bei *H. spathaceum* zuerst als »Kopfdrüsen« (LEUCKART) bezeichnet und damit richtig gedeutet. v. LINSTOW (34) spricht sie bei derselben Art als »Reservoirs der Leimdrüsen« an, die »in sechs Längsreihen im Vorderkörper sich hinziehen«. BRANDES ([7], S. 558) sagt über diese Organe: »Ich für meine Person glaube, es sind Ausmündungsstellen einer großen Anzahl einzelliger Drüsen, die haufenweise neben dem Pharynx oder in mehreren Längspartien parallel neben der Medianebene liegen (die Leimdrüsen v. LINSTOWS)«. Schon BRAUN ([9], S. 599) erscheint diese Deutung der Kopfdrüsenpakete nicht erschöpfend, »denn damit ist die so scharf hervortretende Querstreifung an der Ausmündungsstelle nicht erklärt, so daß die Meinung v. LINSTOWS, es häufe sich das Secret in den Endabschnitten der Ausführungsgänge an (wo es eine Veränderung zu erfahren scheint)

wohl berechtigt ist«. Und tatsächlich trifft auch BRANDES nicht scharf die wirklichen Verhältnisse, denn es sind meiner Ansicht nach zwei Arten von Drüsen zu unterscheiden. Einmal finden sich neben dem Pharynx tatsächlich einzellige Drüsen (Fig. *A*, *kdr*), welche die deutlich sichtbaren Kopfdrüsenpakete (»Reservoirs« v. LINSTOW) umfassen und außerdem andre Zellen, die im Parenchym des Vorderkörpers verteilt sind (Fig. *C*, *vkdr*, »Leimdrüsen« v. LINSTOW), und selten im Totalpräparat durch eine gröbere Körnelung erkennbar sind (Fig. 1, 3, *vdkr*). Diese letzteren möchte ich als Vorderkörperdrüsen bezeichnen.

Die Zellen der Kopfdrüsen sind nach BRAUN ([9], S. 600) speziell differenzierte Hautdrüsen. Sie liegen etwa parallel und dicht neben-



Textfig. *B*.

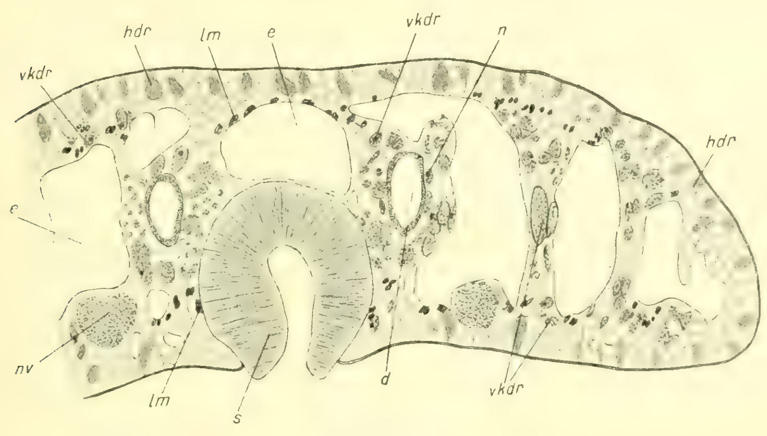
H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus ridibundus* L. (Kbg. S., Rossitten, 26. IX. 1912.) Querschnitt durch die Kopfdrüsen; etwas schräg getroffen. 400 : 1. KRAUSE gez. *c*, Cuticula; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *hdr*, einzellige Hautdrüsen; *kdr*, Kopfdrüsen; *lm*, Längsmuskeln; *ph*, Pharynx; *vkdr* Vorderkörperdrüsen.

einander (Fig. *A*, *B*, *kdr*); zwischen ihnen finden sich Parenchymgewebe und ebenfalls stets einige Faserbündel der inneren Längsmuskeln (Fig. *A*, *lm*), die am Vorderende inserieren. Bei *H. spathaceum* und *excavatum* färbt sich der Inhalt mit BLOCHMANN grün und ist etwas gröber gekörnelt als derjenige der Hautdrüsen, die nur schlecht färbbaren Kerne liegen im hinteren Teil. Die Zellen sind bei *H. spathaceum* keulenförmig (Fig. *A*, *kdr*), bis 0,063 mm lang und bis 0,14 mm breit, bei *H. confusum* flaschenförmig und ebenso lang, jedoch nur bis 0,0072 mm breit. Einzelne Drüsen können übrigens, wie Fig. *A* zeigt, über den Komplex hinaus weiter nach hinten reichen, sie sind dann natürlich etwas länger. Bei *H. excavatum* waren die einzelnen Zellen nicht deutlich abgegrenzt, sie haben eine Maximallänge von nur 0,045 mm.

Ein andrer Typus der Kopfdrüsen findet sich allein bei *H. clathra-*

tum und *pseudoclathratum*. Hier finden sich an entsprechender Stelle saugnapfartige Gruben (Fig. 6, *kdr*), die in Schnitten im hinteren Teil ebenso scharf abgegrenzt sind wie die Kopfdrüsenpakete bei den andern Hemistominen. Aus diesem Grunde nehme ich an, daß sie ebenfalls aus einzelnen Zellen bestehen, trotzdem ich diese nicht deutlich von einander trennen konnte. Bei *H. pseudoclathratum* würden sie bis 0,027, bei *H. clathratum* nur bis 0,08 mm lang sein.

Vorderkörperdrüsen sind bei allen fünf genannten Arten vorhanden. Die Zellen liegen im Parenchym (Fig. *B*, *C*, *vkdr*) zerstreut und reichen entweder nicht bis zum Haftapparat (*H. confusum*, Fig. 3)



Textfig. *C*.

H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn. (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 6). Querschnitt durch den Vorderkörper in der Höhe des Bauchsaugnapfes. Hautmuskelschlauch fortgelassen. 300 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *e*, Exkretionsgefäß; *hdr*, einzellige Hautdrüsen; *lm*, Längsmuskeln; *n*, Kern; *nv*, Nervensystem; *s*, Bauchsaugnapf; *vkdr*, Vorderkörperdrüsen.

oder bis zu diesem (*H. spathaceum*, Fig. *D*, *vkdr*) oder sogar noch ein Stück in diesen hinein (*H. pseudoclathratum*). Stellenweise sind sie zu großen Haufen zusammengeballt wie z. B. bei *H. confusum* (Fig. 3) und *H. pseudoclathratum* (Fig. 6). Das Secret färbt sich bei *H. spathaceum* ebenso wie das der Kopfdrüsen, die Kerne sind jedoch deutlich sichtbar (Fig. *C*, *n*) und in großen secretreichen Zellen anscheinend nicht so kompakt. Nach einer Abbildung von v. Linstow (34) sollen die Vorderkörperdrüsen bei der eben genannten Art sechs traubenförmige Stränge, jederseits drei, bilden, die ihr Secret in großen Kanälen bis zum »Secretreservoir« (dem Kopfdrüsenkomplex) senden. Dies muß ein Irrtum v. Linstows sein, denn die von ihm als »Secretreservoir« aufgefaßten Kopfdrüsen sind ja selbständige einzellige Drüsen und auch von einem

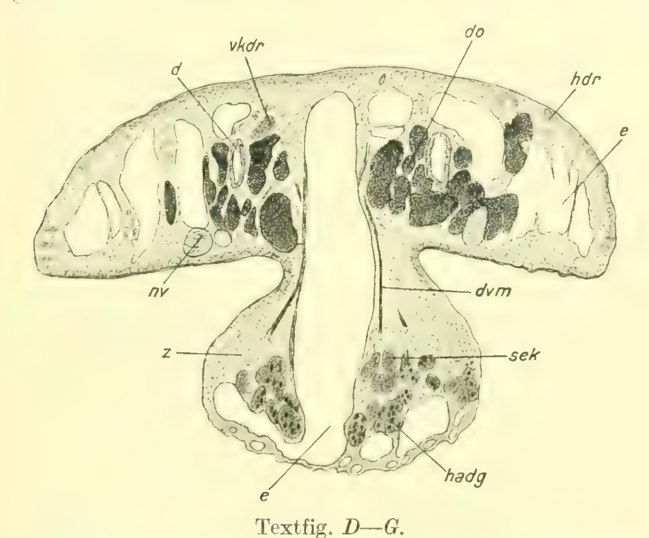
traubenförmigen Bau habe ich nichts gesehen. Eine vor den Vorderkörperdrüsen mitunter deutlich hervortretende Längsstreifung (*H. confusum* und *pseudoclathratum*) könnte auf feinen, parallelen Ausführungsgängen beruhen. Eine Stütze erhält diese Vermutung vielleicht durch die Befunde bei *H. confusum* (allerdings schlecht erhalten), wo sich die Längsstreifung anscheinend zwischen den Zellen der Kopfdrüsen bis zur Körperoberfläche fortsetzte und mitunter schien es, als wenn die mit Safranin dunkelrot gefärbten Striche röhrenförmigen Charakter hatten.

Betreffs der Funktion möchte ich mich den Vermutungen v. Linstows anschließen. Da die »Kopfdrüsen« am vordersten Körperende ausmünden, können sie sehr wohl dazu befähigt sein, mit Hilfe einer Leimsubstanz die Wirkung des kleinen Mundsaugnapfes zu unterstützen. Was endlich die Querstrichelung der Kopfdrüsenkomplexe (Fig. 1, 3, *kdr*) anbelangt, so rührt sie hauptsächlich von den dicht gehäuften und parallel liegenden Zellen her.

Endlich bei *H. alatum*, das einen dritten Typus versinnbildlicht, haben die quergestrichelten Gebilde tentakelförmige Gestalt und ragen über die vordere Kontur hinaus (Fig. 8, *t*). Sie sind schon von Goeze (27) und auch allen andern Bearbeitern des *H. alatum* bemerkt worden, da sie dem Vorderende ein charakteristisches, auffallendes Gepräge geben. Creplin (18) nennt sie »Fühlspitzen«, Nitzsch (50) »fadenförmige Fühler«, ich möchte sie mit Olsson (53) als »Tentakeln« bezeichnen.

Einzellige Drüsen scheinen in denselben zu fehlen, denn ich habe dort von ihnen nichts finden können, und auch Brandes hat — nach seinen Figuren ([7], Taf. 40, Fig. 4, 5) zu urteilen — nichts davon bemerkt. Sehr wohl möglich ist es aber, daß bei diesen Hervorragungen eine andre Funktion mehr in den Vordergrund tritt. Die meisten Autoren haben sie nämlich für Gefühlsorgane gehalten, wie aus den Benennungen hervorgeht, und zweifellos würde ihre Form und Lage sie auch dazu befähigen. Auch neuerdings hat in diesem Sinne noch Monticelli ([46], S. 105) eine Deutung versucht, indem er darauf aufmerksam macht, daß diese Tentakeln analog von Tristomen »organi di tatto« sein könnten. Eine Stütze erhält diese Auffassung durch eine Bemerkung von Olsson, daß die Tentakeln »weit vorgestoßen« werden können und »biegsam« sind, weiterhin durch die von mir festgestellte starke Innervierung, da vom Cerebralganglion je ein starker nervöser Strang zu ihnen hinzieht. Ermöglicht wird diese Beweglichkeit durch die vielen inneren Längsmuskeln, die hier in pinselartigem Zustand sogar im vordersten Ende inserieren.

In der Lamelle sind bei *H. alatum* anscheinend Vorderkörperdrüsen vorhanden, doch in geringer Anzahl. Für die Ausmündungsstelle habe ich keine Hinweise; es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß sie in den Tentakeln liegt. Meiner Auffassung über ihre Tastfunktion würde es keinen Abbruch tun, denn diese kann unmöglich stark beeinträchtigt werden, wenn einige Drüsen in feinen Röhren hier ihr Secret nach außen treten lassen. Ob mit dessen Hilfe eine Fixierung des Vorderendes unterstützt werden kann, wage ich nicht zu entscheiden. Was die Querstreifung dieser »Tentakeln« anbelangt, so rührt sie wohl hauptsächlich von den vielen Muskelfasern her, die eine stärkere Lichtbrechung hervorrufen.



Textfig. *D—G.*

H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn. (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 6.) 180 : 1. G. Burdach gez.

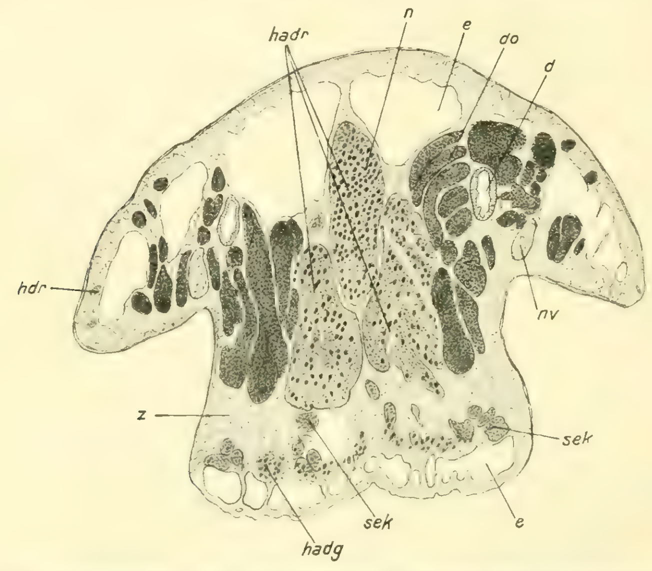
Textfig. *D*. Querschnitt durch den vordersten Abschnitt des weit vorgestülpten Haftapparates mit dorsoventralem Exkretionsgefäß, aus dem der oberflächlich gelegene Plexus des Zapfens hervorgeht. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *G*.

4. Haftapparat.

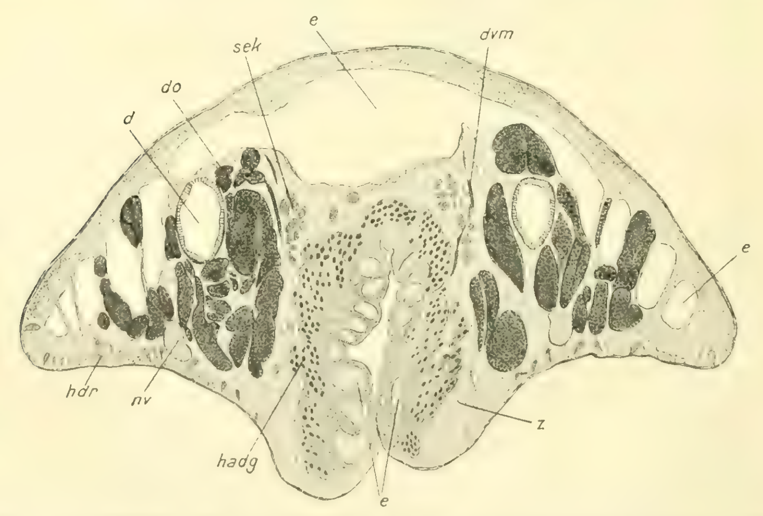
Den beiden von mir unterschiedenen Typen in der Form des Haftapparates entsprechen auch die anatomischen Verhältnisse.

Der erste Typus findet sich bei den Arten, bei denen das Organ vor- und eingestülpt werden kann. Da hier die Verhältnisse anscheinend überall ähnlich sind, will ich sie bei *H. spathaceum* schildern. Die Cuticula besteht auf der Ventralfläche aus einem strukturlosen Gewebe (Fig. *D, E, F*), das sich mit Boraxkarmin-Blochmann grün färbt. Der Hautmuskelschlauch ist hier nicht vorhanden; die dorsoventralen

Muskelbündel, die Teile des Organs zurückziehen können, sind jedoch sehr kräftig entwickelt (Fig. *D*, *F*, *dvm*). Im vorgestoßenen Zustand



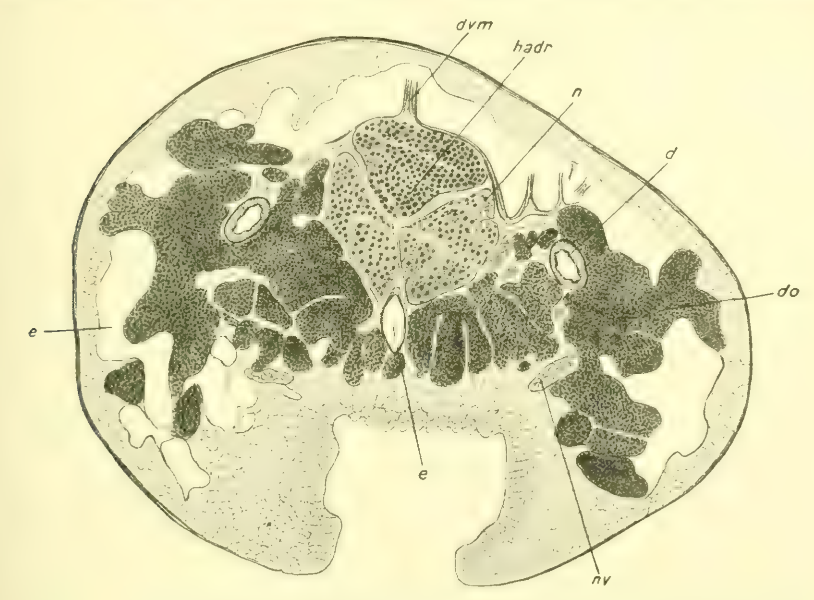
Textfig. *E*. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt des weit vorgestülpten Zapfens mit Haftapparatdrüse. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *G*.



Textfig. *F*. Querschnitt durch den median tief gefurchten Haftapparat, etwas hinter seiner Mitte. Der mediane Exkretionsstamm steht mit dem seitlichen Gefäßnetz in Verbindung. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *G*.

(Fig. *D*, *E*, *z*) ist die Oberfläche des Zapfens ziemlich glatt, im zurückgezogenen (Fig. *F*) springen dagegen viel Falten und Buckel, die »Pa-

pillen« von BRANDES, hervor. Die große Dehnbarkeit der äußersten Schicht wird durch einen Plexus von Exkretionsgefäßen (Fig. *D, E, F, e*) ermöglicht, die sich unter der ganzen Oberfläche ausbreiten. Auf diese folgt endlich ein drüsiges Gewebe (*hadg*), das mit einer großen Drüse (Fig. *E, G, H, hadr*) in Verbindung steht, die anscheinend von Muskelfasern umgeben ist. Diese Haftapparatdrüse breitet sich in der hinteren Region des Organs aus, bei *H. ellipticum* allein scheint sie sich direkt von der Mitte der ventralen Zapfenfläche nach hinten zu erstrecken



Textfig. *G*. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der Haftapparatdrüse (hinter dem Zapfen). In der Mitte das Zentralgefäß. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *hadg*, oberflächlich liegendes Drüsengewebe des Haftapparates; *hadr*, Haftapparatdrüse; *hdr*, einzellige Hautdrüsen; *n*, Kern; *nv*, Nervensystem; *sek*, Haftdrüsensecret; *vkdr*, Vorderkörperdrüsen; *z*, Zapfen.

(Fig. B_2, *hadr*). Bei *H. spathaceum* zerfällt sie in drei Lappen (Fig. *E, G*), von denen zwei symmetrisch liegen, der dritte etwas weiter nach dem Hinterende und fast bis zur dorsalen Körperwand reicht. Der unpaare Lappen ist ungemein kernreich, woraus sich ergibt, daß die Zellen klein und dicht angeordnet sind; die beiden andern dagegen erscheinen lockerer gebaut, da die Zellen infolge von darin befindlichem Secret größer sind. Die Lage der Drüse im hintern Abschnitt ist von Vorteil für die Funktion, die dort nicht durch eine Formveränderung des Zapfens beeinträchtigt werden kann. Bei den einzelnen Hemistominen sind anscheinend nur Unterschiede in Form und Gestalt des Drüsenkomplexes vor-

handen, der kleiner, mehr abgerundet und einheitlich sein kann (*H. excavatum* und *H. attenuatum*), oder auch mächtiger entwickelt ist und in viele Lappen zerfällt (*H. confusum*).

Dieselben anatomischen Verhältnisse zeigt *H. spathula*, doch habe ich, wie schon erwähnt, den Haftapparat nur mit einer flachen Furche vorgefunden, niemals vorgestülpt oder weit zurückgezogen. Er hat bei dieser Species einen mehr starren Charakter, da er größtenteils von den Dotterstöcken (Fig. 4, *do*) ausgefüllt wird.

Einen deutlichen Ausführungskanal der Haftapparatdrüse hat Brandes nicht gefunden und auch ich nicht, »ein solcher dürfte auch schwerlich vorhanden sein« ([7], S. 555). Dagegen »glaubt« Brandes, »in einigen Fällen ein Secretreservoir am Grunde jeder Papille beobachtet zu haben«. Weiterhin schildert er (S. 556) eine Beobachtung, die er selber »für etwas verdächtig hält«: »Ich glaube nämlich, einmal eine große Anzahl feinster Porenkanäle von einem Secretreservoir aus parallel und ein anderes Mal in dendritischer Verzweigung an der Spitze der Papille ausmünden gesehen zu haben«. Beides kann nicht der Fall sein, da die »Papillen« größtenteils von den Exkretionsgefäßen (Fig. *F*, *e*) ausgefüllt werden, und eine Anhäufung von Secret unter denselben unzweckmäßig sein müßte. Die Austrittsstellen müssen vielmehr dort zu suchen sein, wo das Drüsengewebe bis an die Oberfläche heranreicht, und das ist zwischen den sogenannten »Papillen«. Und in der Tat habe ich auch hier bei *H. spathaceum* stets Secret vorgefunden. Es bleibt nunmehr die Frage offen, auf welchen Wegen es hierhin gelangt, und welche Teile des Drüsengewebes es hauptsächlich produzieren.

Ehe ich auf die Funktion eingehe, will ich des Näheren auf die von Poirier (54) aufgestellte und dann von Brandes übernommene Theorie zurückgreifen, daß die Höhlung des Haftorgans mit »Papillen« besetzt sei. Poirier kommt zu dieser Auffassung bei Holostomiden aus Krokodilen, Brandes überträgt sie auch auf einige Hemistominen, bei denen der Zapfen eingestülpt war, oder flach gefurcht ist wie bei *H. spathula*. Ist die Höhlung »flach« (*H. spathula*), so soll (Brandes [7], S. 554) sie mit sehr kleinen »Papillen« besetzt sein, ist sie »halbkugelig« (*H. spathulaeforme*), dagegen mit großen, so daß »der Eindruck einer Höhlung vollständig verwischt wird«. Bei *Hemistomum grande* sind nach Brandes (S. 545) »ebenfalls sehr kleine Papillen über die ganze Oberfläche des Hohlraumes verteilt, der hier ziemlich tief im Innern des Hügels liegt und durch einen geräumigen Kanal mit der Außenwelt kommunizirt«. Weiter sagt Brandes: »Poirier behauptet, die Papillen seien zurückziehbar; leider bildet er sie nicht in zurückgezogenem

Zustand ab, vielleicht hat er sie auch nie so gesehen, sondern dies nur vermutet. Auf jeden Fall ist ein derartiges Verhalten aber wahrscheinlich ...« Von »Papillen« kann, wie ich schon bei der Körperform sagte, meiner Ansicht nach keine Rede sein, da die Oberfläche im vorgestülpten Zustand mehr oder weniger glatt ist. Auch BRANDES hat von solchen nichts bemerkt, da er im Medianschnitt durch das pilzhutförmige Haftorgan von *H. spathaceum* und *spathula* ([7], Taf. 40, Fig. 21 und 15) nichts von ihnen andeutet.

Neuerdings hat nun aber MATARÉ (42) die Papillentheorie auch auf eine Hemistominenlarve übertragen, bei welcher der Haftapparat (S. 510) »als mehrfach verästelte Spalte erscheint«, (S. 520) »als röhrenartiger langer Stollen tief ins Innere hineinreicht« und dort zu »einer in querer Richtung plattgedrückten kreisförmigen Lichtung erweitert ist«. Der Autor berichtet (S. 510), daß die verästelte Spalte dadurch zustande kommt, »daß der Rand des Lumens von mehreren großen Papillen eingenommen wird, welche sehr energisch bewegt werden können. Sie ziehen sich zusammen und kehren wieder in ihre Lage zurück; wenn die Papillen diese Bewegung nicht gleichzeitig, sondern nacheinander ausführen, so hat man den Eindruck, als ob der Haftapparat eine mahlende Bewegung mache«. Weiterhin sagt MATARÉ (S. 520): »Sehr selten kommt es aber auch vor, daß ein kreisrunder Teil, welcher die Umgebung der verästelten Öffnung bildet, über die Bauchfläche vorgestreckt wird, und dann hat der Apparat die Form eines Stempels, dessen Platte von den die Öffnung umschließenden Papillen gebildet wird, während der Griff durch die verschmälerte Verbindung dieser Platte mit dem Körper dargestellt würde«. Aus dieser »Stempelform« des Organs glaube ich schließen zu können, daß hier ebenfalls die »Papillen« nicht konstant sind, und auch MATARÉ spricht ihnen im »Resultat« seiner Untersuchungen nur »sekundäre Bedeutung« zu. Es sind bei der Hemistominenlarve also anscheinend dieselben Verhältnisse wie bei den erwachsenen Formen, da ich annehme, daß auch bei diesen die einzelnen Teile leicht beweglich sind. Das Studium andrer Jugendformen von Hemistominen und vor allem die Beobachtung lebender erwachsener Tiere wird weitere Aufschlüsse ergeben. Immerhin bleibt die Frage offen, welches der normale Zustand des Haftorgans ist, ob eingestülpt oder weit zurückgezogen, oder ob vielleicht sogar ein Mittelding zwischen beiden Extremen vorherrscht. Nach den Beobachtungen MATARÉs scheint bei der betreffenden Larve der eingestülpte Haftapparat die Norm zu sein, doch fragt sich, ob dasselbe auch für die geschlechtsreifen Tiere gilt.

Die Funktion des Zapfens hängt nach BRANDES mit der Lebensweise zusammen und liegt auf zwei Gebieten. Einerseits erfolgt dadurch eine feste Verankerung am Wirt, anderseits soll durch das Haftdrüsensecret eine besondere ätzende Wirkung ausgeübt werden.

Wenden wir uns zunächst der Haftfunktion zu. Hierüber findet sich in der Literatur nur eine einzige direkte Angabe bei OLSSON (53). Dieser berichtet von *H. spathaceum*, daß der Vorderkörper eben sei, wenn das Tier mit der ganzen saugnapfartigen Öffnung der Vagina (Vertiefung des Haftapparates) angeheftet ist (»interdum, si vaginae appertura acetabuliformi affixum est animal, explanata«). Nach BRANDES kommt die Wirkung dadurch zustande, daß durch Ringmuskelfasern die wulstigen Ränder des Zapfens zusammengepreßt und dabei Gewebteile des Wirtes gewissermaßen eingeklemmt werden. Auch MATARÉ (S. 521) spricht sich bei der Hemistominenlarve in diesem Sinne aus: »Die Papillen scheinen unter Druck zu stehen, denn sie werden niemals vorgestreckt, sondern nur zurückgezogen. Dies macht den Eindruck eines Zurückschnellens. Aus allem folgt, daß der Haftapparat zur festen Verankerung dient«. Nach beiden Autoren sind also die »Papillen« so fest gebaut, daß sie ein Einklemmen von Zotten möglich machen. Auf diese Weise kann die Haftwirkung bei den Hemistominen unmöglich erfolgen, denn in den »Papillen« verlaufen ja die Exkretionsgefäße, welche die oberste Schicht sehr locker erscheinen lassen. Außerdem, wie sollen die nach BRANDES vorhandenen Ringmuskeln wirken, wenn die Oberfläche beispielsweise nur an einer Stelle, entweder vorn oder hinten, flach eingestülpt ist? Ferner, wie soll bei *H. spathula* ein Einklemmen von Zotten erfolgen, wo das Organ anscheinend stets flach gefurcht ist? Alle diese Befunde widersprechen durchaus der Haftwirkung des Zapfens, wie sie BRANDES sich denkt.

Über die Haftdrüse und deren Secret hat BRANDES folgende Hypothese aufgestellt ([7], S. 556): »Als ich meine vorläufige Mitteilung (5) niederschrieb, neigte ich der Ansicht zu, die Drüse möchte ein klebendes Secret fabricieren; ich bin aber seitdem aus verschiedenen Gründen von dieser Meinung abgekommen und glaube jetzt, daß das Secret imstande ist, die Darmwand zu reizen, entzündlich zu machen und endlich zu verwunden, damit der später an diese Stelle gebrachte Mundsaugnapf sein blutiges Mahl einnehmen kann«. Wo ist nun aber bekannt geworden, daß sich die Hemistominen außer vom Darminhalt des Wirtes auch vom Blut ernähren? Nirgends ist etwas darüber gesagt, denn alle Angaben (vgl. BRAUN [9], S. 678), wie auch die von BRANDES ([7], S. 552) beziehen sich nur auf die Holostominen. Wegen der nahen Ver-

wandtschaft dieser Unterfamilie mit unsern Hemistominen hat nun Brandes anscheinend auch auf eine Gleichartigkeit in der Lebensweise geschlossen und daraufhin seine oben angeführte Theorie aufgestellt, bei der, wie man sieht, die Hauptstütze nur angenommen ist. Gesetzt den Fall, daß bei den Hemistominen nun tatsächlich auch Blut als Nahrung in Betracht kommt, so mußten die Tiere dieses natürlich vom Wirt erhalten. Da nun aber eine Verletzung des Darmepithels durch unsre Formen auf mechanischem Wege nicht möglich ist, blieb nur die Wirkung des Haftdrüsensecrets übrig.

Es wird nun zunächst meine Aufgabe sein, die Theorie von Brandes auch in diesen Punkten zu widerlegen. Zunächst einmal, wenn man den Wortlaut von Brandes liest »die Darmwand zu reizen, entzündlich zu machen und endlich zu verwunden . . .«, so muß man sich sagen, daß auf ein Gewebe eine so mannigfaltige Wirkung eines chemischen Agens, und das müßte das Secret in einem solchen Falle doch sein, kaum denkbar erscheint. Außerdem ist, soweit meine Orientierungen reichen[1]), bisher nirgends bekannt geworden, daß durch die Einwirkung eines chemischen Agens Blut fließen kann. Ätzende Wirkung eines chemischen Stoffes führt zu entzündlichen Veränderungen, zu Nekrotisierung und Schorfbildung, aber nicht zu direkter Verwundung und Blutung; hierzu wäre immer eine mechanische Verletzung erforderlich. Weiterhin sagt Brandes: »Zu verwunden, damit der später an diese Stelle gebrachte Mundsaugnapf sein blutiges Mahl einnehmen kann«; ja, wann und wie merkt denn der Mundsaugnapf, daß schon Blut fließt, und wie findet er gerade die Stelle, an der er saugen könnte? Nehmen wir nun aber einmal an, daß das Secret tatsächlich eine solche Wirkung ausüben könnte, dann müßten doch zunächst Gewebteile des Wirtes längere Zeit eingeklemmt werden können, wie es auch Brandes annimmt. Wie ich nun aber gezeigt habe, erscheint so etwas unmöglich und namentlich bei *H. spathula*. Die Vorbedingung für die Wirkung des Secrets wäre also bei dieser Art nicht vorhanden, der ganze »Haft«apparat schiene hier direkt zwecklos und überflüssig.

Das Resultat dieser Erläuterungen ist also ebenfalls negativ. Die Wirkung des Haftorgans wird vielmehr auf eine andre Weise erfolgen. Nach einem Befund bei *H. attenuatum* (Fig. *H*), bei welchem eine Darmzotte des Wirtes allein an dem in der Mitte weit zurückgezogenen Haftapparat befestigt war, erscheint es wahrscheinlich, daß die Haftwir-

[1] Allgemeine Aetiologie von Professor Dr. M. Askanazy, 1909.

kung durch das offenbar klebrige Drüsensecret (*sek*) ermöglicht wird. Aus der Abbildung geht nämlich hervor, daß von einem Einklemmen der Zotte durch die Papillen des Haftapparates keine Rede sein kann, da dieselbe vor der Einstülpung liegt und ebenfalls wird bewiesen, daß das Haftdrüsensecret keine ätzende Wirkung hat, da das Epithel vollkommen unverletzt ist. Zwar war in der Umgebung des Zapfens Blutgerinnsel vorhanden, doch rührt dies nicht von der Secretwirkung her. Der Vogel (*Buteo buteo*) ist nämlich kurz nach dem Schuß seziert worden, und da ist es erklärlich, daß die Blutkörperchen von den mit dem Spatel abgerissenen Darmzotten herstammen.



Textfig. *H.*

H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Rossitten, X. 1912). Medianschnitt durch den tief eingestülpten Haftapparat mit einer Darmzotte des Wirtes. Etwas schräg getroffen. 225 : 1. G. BURDACH gez. *do*, Dotterstockfollikel; *dz*, Darmzotte des Wirtes; *e*, Exkretionsgefäß; *hadg*, oberflächlich liegendes Drüsengewebe des Haftapparates; *hadr*, Haftapparatdrüse; *n*, Kern; *s*, Bauchsaugnapf; *sek*, Haftdrüsensecret; *ut*, Uterus; *z*, Zapfen.

Es tritt nun die Frage nach dem Hergang bei der Haftwirkung auf. Zunächst müßte meiner Ansicht nach das Secret in gewisser Menge angesammelt werden, und das könnte nur erfolgen, wenn das Organ mehr oder weniger weit hervorragt. Eine Stütze erhält diese Auffassung durch die Beobachtung, daß das Secret in den beiden extremen Zuständen des Haftapparates verschieden stark angehäuft ist. Im eingestülpten (Fig. *F*) ist die Masse (*sek*) kaum oder in geringem Maße vorhanden, und das Drüsengewebe umgibt gleichmäßig die Furche; im hervor-

gestoßenen (Fig. *D. E*) dagegen ist das Gewebe (*hadg*) unregelmäßig verteilt, und das Secret ist zu größeren Klumpen zusammengeballt. Soll nun durch den Zapfen eine Anheftung erfolgen, so kontrahieren sich die Muskelfasern, welche wahrscheinlich die Haftdrüse umgeben, und vor allen Dingen die kräftigen dorsoventralen Bündel, und das Secret wird herausgepreßt. Dieses muß sofort durch die Darmsäfte usw. eine Veränderung erleiden, da es im Körperinnern bräunlich gefärbt und fein gekörnelt erscheint, außerhalb aber grünliche Farbe annimmt und mehr homogen ist. Das Secret tritt darauf mit einer vor der Einstülpung liegenden Darmzotte in Berührung und die Wirkung ist da. Nicht ausgeschlossen ist es auch, daß es an der unregelmäßigen Oberfläche des zurückgezogenen Zapfens einen Halt findet, wodurch die Anheftung erleichtert würde.

Eine andre Frage ist es, ob die Vertiefung des Haftapparates als Secretreservoir dienen kann. Ausgeschlossen wäre es gerade nicht, doch spricht gegen diese Annahme der mit einer Furche versehene Zapfen von *H. spathula* und auch von andern Arten; das Reservoir würde nicht gut abgeschlossen sein.

Jetzt ist auch die Funktion des Apparates bei *H. spathula* erklärlich. Zum Herauspressen des Secrets dürfte hier eine Kontraktion des oberflächlich gelegenen, lockeren Gewebes genügen und bei der Haftdrüse die Muskulatur derselben. Diese gegenüber andern Arten verhältnismäßig geringe Zusammenpressung der Zapfenteile deutet vielleicht darauf hin, daß die Haftwirkung nicht so kräftig sein kann. Verbessert und erleichtert wird sie jedoch möglicherweise durch die langgestreckte Gestalt des Haftapparates (Fig. 4, *z*), die mehr Berührungspunkte mit dem Darmepithel bieten dürfte als die kreisförmige. Inwieweit namentlich bei dieser Art und wohl auch bei den andern eine Befestigung des Tieres dadurch zustande kommt, daß Gewebteile zwischen Zapfen und Lamelle eingeklemmt werden, wage ich nicht zu entscheiden. Bei *H. spathula*, wo die Seiten des Zapfens abgeschrägt sind, und wo die Lamelle verhältnismäßig breit ist, wäre es nicht ausgeschlossen.

Zwei Momente lassen meiner Ansicht nach die Vermutung aufkommen, daß bei diesen Hemistominen eine spannerartige Ortsveränderung möglich ist: es ist einerseits die Haftwirkung des Zapfens und anderseits die bei den Larven beobachtete Hinbeugung des Mundsaugnapfes zum Haftapparat (vgl. Muskulatur). Ob nun außer durch Mund- und Bauchsaugnapf auch auf diese Weise eine Vorwärts- und Rückwärtsbewegung tatsächlich erreicht wird, kann ich nicht entscheiden.

Diese Ortsveränderung hält Mataré bei der Hemistominenlarve ebenfalls für möglich, doch ist bei diesem Autor die Ursache dazu eine andre. Mataré stützt sich nämlich auf die irrtümliche Theorie von Brandes, nach welchem das Haftdrüsensecret die Gewebe des Wirtes reizt. »Wenn dies tatsächlich der Fall ist ([42], S. 517), so muß es natürlich für das Tier von Vorteil sein, jederzeit mit der Mundöffnung möglichst schnell an die Stelle gelangen zu können, wo der Haftapparat das Gewebe zum Zerfall gebracht oder zur Flüssigkeitsabscheidung veranlaßt hat. Anderseits wieder muß der Haftapparat schnell an eine Stelle gebracht werden können, die das Tier durch Tasten mit Mundsaugnapf und »öhrchenförmigen Anhängen«[1] als geeignet zur Anheftung befunden hat«. Hinzufügen kann ich noch, daß die Einbeugung des Vorderendes wichtig für eine Losreißung des Haftapparates sein dürfte. Hat sich nämlich der Mundsaugnapf angesogen, und kontrahieren sich nun die Muskeln, die jene Krümmung veranlassen, so muß die Secretmasse irgendwo reißen und wahrscheinlich an der Austrittstelle, wo sie noch nicht vollkommen erstarrt ist. Nötigenfalls genügt eine neue kleine Abscheidung des Klebestoffs und die Lösung findet sicher statt.

Wir kommen jetzt zum Bau der Haftwülste von *H. alatum*,

[1] Als »öhrchenförmige Anhänge« bezeichnet Mataré nach v. Nordmann zwei kleine, sehr leicht bewegliche tentakelförmige Höcker zu den Seiten des Mundsaugnapfes. Diese ragen, falls sie sichtbar sind, nur wenig hervor und haben an der Spitze eine »schwache tellerförmige Einsenkung«; sie können jedoch auch ganz eingezogen werden und sind dann nicht sichtbar. »Öhrchenförmige Anhänge« und »Leimdrüsenausmündungsstellen« (v. Linstow) hält Mataré für dieselben Bildungen, trotzdem er angibt, daß er hier niemals Leimdrüsen bemerkt hat. Mataré schreibt diesen »öhrchenförmigen Anhängen« eine Tastfunktion zu, einmal wegen der großen Beweglichkeit und ferner wegen der Innervierung; es ziehen nämlich zwei starke Nervenstränge zu ihnen hin, die sich »dicht unter der hier sehr lockeren Cuticula in Fasern auflösen«. An der »tellerförmigen Einsenkung« entspringen nach Mataré Muskeln, und gleichfalls sind in deren Umgebung Ringmuskeln vorhanden. Wegen diesen Befunden schreibt Mataré diesen Organen auch eine »vorläufige« Haftwirkung zu: »Man muß annehmen (S. 518), daß diese Einsenkung sowie die stark entwickelte Muskulatur noch einen der Tastfunktion fremden Zweck haben .... Die Anheftung geschieht wie bei den Saugnäpfen nach dem Prinzip des leeren Raumes.«

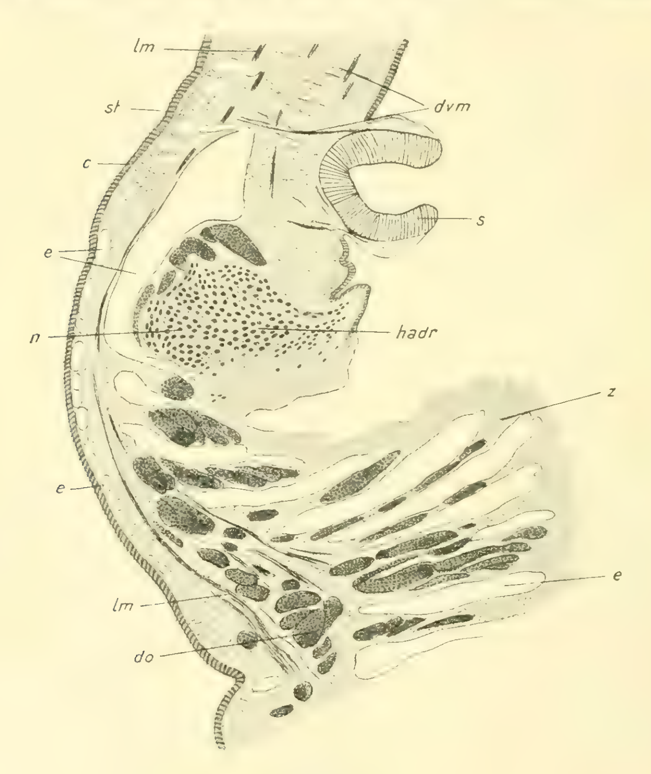
Inwieweit diese Befunde an der Larve mit den von mir an geschlechtsreifen Tieren gemachten in Einklang zu bringen sind, kann ich nicht entscheiden. Jedenfalls sind »öhrchenförmige Anhänge« und »Kopfdrüsen« oder »Leimdrüsen« verschiedene Bildungen. Eine gewisse Ähnlichkeit scheint zwischen den ersteren und den »Tentakeln« von *H. alatum* zu bestehen. Die geringe Ähnlichkeit dieser »Anhänge« mit den von mir beschriebenen Organen ist auch der Grund, weshalb ich im Abschnitt »Kopfdrüsen« nicht darauf eingegangen bin.

clathratum und *pseudoclathratum* (Fig. Q_2, 6—8, *z*). BRANDES äußert sich folgendermaßen darüber: »Was nun die große Drüse anbetrifft, so findet sich diese bei unseren Formen ebenfalls im unteren Teile des Zapfens, aber ich habe hier Ausführungskanäle noch viel weniger zu konstatieren vermocht. Vielleicht ist dieselbe nur rudimentär, vielleicht aber sondert der Zapfen das Drüsensecret auf für uns unerfindlichen Wegen ab«. Weshalb deutet nun aber BRANDES im Medianschnitt durch *H. clathratum* ([7], Taf. XL, Fig. 12) oder *H. pseudoclathratum* (Taf. XL, Fig. 10) die »große Drüse«, »die im unteren Teile des Zapfens« liegen soll, nicht an? Der Autor scheint einfach die Befunde an *H. attenuatum* ([7], Taf. XL, Fig. 15) und *H. spathaceum* (Taf. XL, Fig. 21), bei denen das Haftorgan zufällig ausgestülpt war, auf die andern Species übertragen zu haben. Denn tatsächlich ist bei jenen drei Arten an dieser Stelle keine »große Drüse« vorhanden.

Die Haftwülste sind größtenteils von Dotterfollikeln (Fig. G_2, O_2, *do*) ausgefüllt, die ihnen einen mehr starren Charakter geben. Unter der Cuticula breitet sich wie bei den andern Hemistominen wieder ein Plexus von kleinen Exkretionsgefäßen (*e*) aus, im hinteren Teil findet sich eine Aufknäuelung des Uterus (Fig. E_2, L_2, T_2, *ut*). Das Drüsengewebe ist ganz anders verteilt als beim ersten Typus des Haftapparates, da der größte Komplex hier ganz im vordersten, frei hervorragenden Ende des Organs liegt (Fig. *J*, P_2, *hadr*). Dieser Teil ist bei *H. alatum* (Fig. *J*) stets mehr oder weniger von vorn her eingestülpt, hier tritt auch das Secret aus. Bei *H. clathratum* und *pseudoclathratum* scheint es dagegen auf der Ventralfläche (Fig. P_2, *hadr*) abgesondert zu werden, da die Oberfläche an dieser Stelle namentlich bei der letzten Art unregelmäßig ist und anscheinend vertieft werden kann. Außer dem größeren Komplex im Vorderteile ist Drüsengewebe in der ganzen ventralen Oberfläche, hauptsächlich zwischen den Exkretionsgefäßen und Dotterfollikeln, in dünner Lage verteilt (Fig. G_2, O_2, *hadg*). Stärker entwickelt ist diese Schicht bei *H. pseudoclathratum* und hier namentlich im hinteren Teil (Fig. P_2, *hadg*), wo einzelne Teile ebenfalls zurückgezogen werden können (*ze*). Bei *H. alatum* ist dies Gewebe in der ersten Hälfte des Haftapparates anscheinend gar nicht vorhanden.

Wir kommen nun zur Haftwirkung der Haftwülste. Schon ihre umfangreiche und sonderbare Form bei *H. alatum* (Fig. Q_2, *z*) und *clathratum* (Fig. 7) im Verein mit der mächtigen Entwicklung des lamellösen Teiles in die Breite lassen darauf schließen, daß dieser Aufbau besonderen Zwecken angepaßt ist. So ist es auch der Fall, denn sowohl BRANDES ([7], S. 557) als auch ich haben beobachtet, daß sich

zwischen den Wülsten und der Körperlamelle mitunter »Überreste von Darmzotten« finden, die dort wahrscheinlich eingeklemmt werden. Etwas anders liegen anscheinend die Verhältnisse bei *H. pseudoclathratum* (Fig. 6), wo der Haftapparat und auch die Lamelle (Fig. O_2) bei weitem nicht so mächtig ist als bei den zwei ersten Arten. Aus Querschnitten ergibt sich, daß ein Einklemmen von Zotten zwischen dem



Textfig. *J.*

H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpus alopex* L. (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 4, 2. VIII. 1897). Medianschnitt durch den vordersten Abschnitt des Haftapparates. 150 : 1. G. BURDACH gez. *c*, Cuticula; *do*, Dotterstockfollikel; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *hadr*, Haftapparatdrüse; *lm*, Längsmuskeln; *n*, Kern; *s*, Bauchsaugnapf; *st*, Stäbchen; *z*, Zapfen.

Zapfen und der Lamelle lange nicht in dem Maße stattfinden kann wie z. B. bei *H. alatum.* Bis zu gewissem Grade dürfte es vielleicht doch möglich sein.

Was nun das Drüsengewebe anbelangt, so muß man natürlich als Analogon zu den andern Hemistominen annehmen, daß es die Haftwirkung unterstützt. Die Anordnung desselben im vorderen, frei hervorragenden Teil des Zapfens ist natürlich nur vorteilhaft, denn was

sollte es im hinteren Abschnitt, wo Lamelle und Zapfen zusammen die Haftwirkung übernommen haben (*H. alatum* und *clathratum*). Die dünne Schicht von Drüsengewebe, die sich unter der ventralen Oberfläche ausbreitet, vielmehr dessen Secret, dürfte insofern eine Haftwirkung erleichtern, als die eingeklemmten Zotten vielleicht besser am Zapfen befestigt werden können. Bei *H. pseudoclathratum*, wo dies Gewebe stärker entwickelt oder vielleicht weniger weit zurückgebildet ist, wird es möglicherweise sogar am meisten zur Anheftung des Tieres beitragen.

Endlich möchte ich noch die Frage aufwerfen, woher die Anhäufung von Drüsengewebe im Vorderteil des Haftapparates stammt. Wahrscheinlich ist es durch Weiterentwicklung aus dem Gewebe hervorgegangen, das sich bei den andern Arten unter der ganzen Oberfläche des Zapfens ausbreitet. Denn man kann nicht annehmen, daß es dem Komplex homolog ist, der z. B. bei *H. spathaceum* im hinteren Teile des Haftapparates liegt (Fig. *G, hadr*). Eine endgültige Lösung dieser Frage kann jedoch nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege herbeigeführt werden.

5. Geschlechtsorgane.

a) Amphitypie.

Ein gemeinsames Merkmal der zehn anatomisch untersuchten Hemistominen ist Amphitypie, die jedoch oft nur in Schnitten festzustellen war, da Keimstock, Mehlissches Organ (Schalendrüse) oder auch der vordere Hoden im Totalpräparat nicht deutlich sichtbar waren. So weit man aus den wenigen, daraufhin geprüften Exemplaren Schlüsse ziehen darf, kommt die Wechsellage der Geschlechtsorgane bei manchen Arten recht häufig vor, bei andern anscheinend weniger oft. Der Einfachheit halber gebe ich eine Tabelle, aus der man alles Nähere ersehen kann.

Species.	Rechtslage des Mehlisschen Organs.	Linkslage des Mehlisschen Organs.	Summe der geprüften Exemplare.
H. spathaceum (Rud.) Dies.	4 mal	1 mal	5
H. excavatum (Rud.) Dies.	3 »	4 »	7
H. confusum n. sp.	4 »	1 »	5
H. attenuatum v. Linst.	2 »	3 »	5
H. cochleare n. sp.	4 »	1 »	5
H. spathula (Crepl.) Dies.	4 »	4 »	8
H. ellipticum Brandes	2 »	2 »	4
H. clathratum Dies.	5 »	3 »	8
H. pseudoclathratum n. sp.	2 »	1 »	3
H. alatum (Goeze) Dies.	14 »	2 »	16

β) Männliche Organe.

Die beiden Hoden liegen bei allen Arten im Hinterkörper dicht hintereinander und sind oft so mächtig entwickelt, daß sie fast die ganze Breite ausfüllen (Fig. 1, 7, *h*); eine einzige Ausnahme macht *H. attenuatum* (Fig. D_1, *h*), bei dem sie recht winzig sind. Beide sind fast stets mehr in die Breite entwickelt (Fig. 1) als in die Länge, selten ist ihr Umriß kreisförmig (Fig. 7, *h*).

Ihre Gestalt ist bei den einzelnen Hemistominen recht wechselnd, auch bei derselben Art sind oft beide nicht gleich, mitunter sogar asymmetrisch gebaut. Am häufigsten findet sich eine ventralwärts offene Hufeisenform (Fig. L, *Q*, *h*), die jedoch manchmal nur sehr wenig hervortritt (Fig. P_1). Ganz abweichend von dieser Norm erscheint auf den ersten Blick der Habitus der Hoden von *H. clathratum* (Fig. D_2), doch bildet der zweite des nah verwandten *H. pseudoclathratum* dazu einen Übergang.

Bei drei Arten nimmt der vordere Hoden größtenteils (Fig. 4) oder ganz die eine Körperhälfte ein (Fig. R_2). Die Oberfläche der Organe ist bei manchen Species glatt (Fig. *L*), bei andern zerfällt sie in größere (Fig. *U*) oder kleinere (Fig. R_2) Lappen. Vorder- und Hinterende können median mehr (Fig. 2) oder weniger (Fig. D_1) tief eingeschnürt sein.

Ein sehr merkwürdiges Phänomen, das bisher meines Wissens von keinem Trematoden bekannt geworden ist, möchte ich hier gleich erwähnen. Bei den meisten geschnittenen Exemplaren von *H. alatum* war nämlich die dünne strukturlose Membran, welche die Hoden umhüllt, an vielen Stellen gerissen (Fig. R_2, *r*), so daß das Hodengewebe in die Exkretionsorgane geströmt war. Diese waren oft so stark damit angefüllt, daß man stellenweise nicht entscheiden konnte, was Hoden und was Exkretionsgefäß vorstellte. Auch bei Würmern, die sofort nach dem Tode des Fuchses fixiert waren, fanden sich jene Risse, die natürlich nur bei der Konservierung entstanden sein können. Bei einzelnen Tieren war das Gewebe sogar schon durch den Exkretionsporus herausgeströmt, da vor diesem eine zusammenhängende Masse mit deutlich erkennbaren Spermatophoren mit geschnitten war. Auch bei *H. ellipticum*, das allerdings sehr schlecht erhalten war, scheint diese Merkwürdigkeit vorzukommen (Fig. Y_1, *r*).

Über den Verlauf der männlichen Leitungswege sagt Brandes ([7], S. 562): »Die Vasa deferentia habe ich in ihrem Verlaufe ebensowenig wie Lorenz bei allen Species genau verfolgen können, ich glaube

jedoch, daß sie meistens am vorderen Rande der Hoden in der Medianlinie entspringen, sich der Bauchseite etwas nähern und dann parallel derselben nach hinten ziehen, nachdem unterhalb des zweiten Hodens die Vereinigung der beiden Kanäle erfolgt ist ...« Schon KOPCZYNSKI (30) hat BRANDES bei einer Holostominenlarve vollkommen widerlegt, und auch ich habe bei den untersuchten Hemistominen genau dasselbe konstatieren können.

Die Ursprungsstellen der Vasa efferentia haben eine etwas variable Lage. Fast stets finden sie sich jedoch auf der Ventralfläche in der Medianebene (Fig. D_2, ve_1, J_2, ve_2), und zwar entweder mehr in der Mitte der Hoden (Fig. O_1, ve_1 und ve_2), seltener am vorderen Ende oder auch am hinteren. Auch bei derselben Art ist keine Gleichartigkeit vorhanden, da das vordere Vas efferens an einer andern Stelle entspringen kann als das hintere. Bei den Species, bei denen der vordere Hoden asymmetrisch liegt, ist auch die Ursprungsstelle seines Vas efferens seitlich von der Medianebene, jedenfalls dürfte es bei *H. spathula* der Fall sein; beim ersten Hoden von *H. alatum* (Fig. R_2, ve_1) findet sie sich in der Mitte der Fläche, die der Medianebene zugekehrt ist.

Die Vereinigung der Vasa efferentia zum Vas deferens erfolgt bei allen Arten entgegen BRANDES vor dem vorderen Hoden. Das hintere Vas efferens steigt anfänglich in der Medianebene auf (Fig. Z, ve_2) und wendet sich dann nach derselben Seite hinüber, in der das MEHLISsche Organ liegt (Fig. O, ve_2). In der Region zwischen beiden Hoden ist der Kanal ventral und meist etwas seitlich vom Dotterreservoir (Fig. M_2, ve_2) zu finden, bei den Species mit kleinem Haftorgan fast stets in dem Winkel, den der betreffende paarige Dottergang mit dem Reservoir bildet (Fig. O, G_1, ve_2). In der Höhe des vorderen Hodens verläuft das Vas efferens bei den meisten Species in der Nähe des Darmschenkels der betreffenden Seite (Fig. L, E_1, ve_2), nur bei zwei in der Nähe der Körpermitte (Fig. Q, ve_2). Das vordere Vas efferens zieht entweder zunächst in der Medianebene nach vorn oder wendet sich gleich zu der Körperhälfte hinüber, die dem MEHLISschen Organ entgegengesetzt ist; bei den Hemistominen, bei welchen der vordere Hoden asymmetrische Lage hat, verläuft der Kanal schon von Anfang an in dieser Seite. Beide Vasa efferentia (ve_1 und ve_2) winden sich bei den meisten Arten fast gar nicht vor dem vorderen Hoden (Fig. M, W, P_1), bei den Arten mit Haftwülsten mehr (Fig. C_2) oder weniger (Fig. H_2) reichlich. Die Vereinigungsstelle liegt entweder in der Mitte des Körperquerschnitts oder stark einseitig (Fig. M, W, P_1).

Der Verlauf des Vas deferens weist bei den einzelnen Hemistominen

mehr Übereinstimmung auf, da es fast stets geradlinig (Fig. O_1, *vd*) und parallel zum absteigenden Uterusschenkel auf dessen Dorsalfläche (Fig. *L*, *O*, *vd*) nach dem Hinterende zieht. Eine Ausnahme macht *H. clathratum*, da das Vas deferens bis zur Mitte des hinteren Hodens seitlich vom Uterus verläuft (Fig. D_2, *vd*) und außerdem zwischen beiden Hoden ein kleines Knäuel bildet. Sind die Hoden hufeisenförmig, so liegt es stets in der ventralen Einschnürung derselben (Fig. *Q*, *V*, *vd*).

Gleich hinter dem zweiten Hoden beginnt das Vas deferens anzuschwellen, es geht allmählich in die Vesicula seminalis über. Diese liegt meist hauptsächlich in der Dorsalhälfte und verläuft zunächst bis in die Nähe des Genitalatriums, kehrt dort nach vorn um und zieht wieder bis zum zweiten Hoden zurück, wo eine nochmalige und letzte Umbiegung erfolgt. Von dieser Stelle wird ihr Volumen geringer, und sie läßt als direkte Fortsetzung den dünnen Ductus ejaculatorius entstehen, der durch eine beträchtlich stärkere Muskulatur ausgezeichnet ist; bei *H. alatum* ist die Ringmuskelschicht stellenweise sogar bis 0,014 mm dick. Bei einem Querschnitt durch die Vesicularegion findet man bei manchen Arten drei quergetroffene Kanäle, da die einzelnen Strecken zwischen den Biegungen ziemlich geradlinig sind, bei andern sind dagegen noch kleinere Bögen eingeschaltet, so daß der oben geschilderte Typus wenig oder gar nicht hervortritt.

Der Ductus ejaculatorius liegt zuletzt dorsal vom absteigenden Uterusschenkel (Fig. O_1, *dej*) und vereinigt sich mit diesem nahe dem Hinterende. Bei *H. confusum* ist ein Teil des Ductus und besonders der Uterus von einem mächtigen Komplex großkernigen Gewebes (Fig. B_1, *ggb*) umgeben, das sich deutlich vom Parenchym abhebt. Auch bei *H. excavatum* scheinen ebenfalls einige differenzierte Zellen neben dem Ductus vorhanden zu sein.

γ) Weibliche Organe.

Die weiblichen Geschlechtsorgane zeigen bei den einzelnen Arten weniger Übereinstimmung als die männlichen. Infolgedessen kann ich hier in der Zusammenfassung nicht alle Einzelheiten streifen, und ich muß deshalb mehr auf die Speciesbeschreibungen verweisen. Die Darstellung, die Brandes ([7], S. 563—566) von den weiblichen Drüsen und Leitungswegen gibt, trifft nur für einzelne Arten in den Hauptzügen zu.

Der meist querellipsoidische Keimstock liegt unmittelbar vor dem vorderen Hoden (Fig. 1, 4, *k*), und zwar größtenteils oder ganz in der Dorsalhälfte (Fig. *O*, *k*) oder auch in der Mitte des Körperquerschnitts

(Fig. M_2, *k*). Meist ist er gegenüber den Hoden recht winzig (Fig. 1, *k*); sein kleinster Durchmesser kann sogar nur 0,054 mm betragen, sein größter geht nicht über 0,18 mm hinaus. Bei einzelnen Arten ist er jedoch ganz enorm entwickelt und erreicht bei *H. spathula* sogar die Größe des vorderen Hodens (Fig. 4, *k*). Den größten Durchmesser erreicht das Ovar bei *H. alatum*, wo die Breite 0,60 mm betragen kann.

Die Ursprungsstelle des Oviducts findet sich fast immer im hinteren Teil des Keimstocks auf der Dorsalfläche (Fig. *S*, *X*, *ov*). Der Kanal verläuft meist zunächst dorsalwärts und nach hinten (Fig. *N* u. *O*, *ov*) und wendet sich gleichzeitig allmählich zu der Körperhälfte hinüber, in welcher sich das Mehlissche Organ (*m*) ausbreitet. Kurz hinter der Ursprungsstelle läßt der Oviduct eine nicht unbedeutende, spindelförmige Auftreibung (Fig. *N*, R_1, *ov*) erkennen, die nach Braun ([9], S. 713) das Receptaculum seminis andrer Trematoden ersetzt. Brandes (S. 564) meint, daß die Erweiterung »stets mit einer muskulösen Verdickung der Wandung verbunden zu sein scheint«, ich habe nichts davon bemerken können. Vorher variiert die Dicke des Oviducts ziemlich stark, da sie bei *H. excavatum* z. B. nur 0,006, bei *H. alatum* sogar 0,018 mm betragen kann, meist ist sie etwa 0,011 mm. In der Erweiterung ist der Durchmesser etwa doppelt so groß oder noch beträchtlicher: bei *H. excavatum* beträgt er nur etwa 0,014—0,017, bei *H. clathratum* 0,054—0,081 mm, bei den meisten Species etwa 0,035 mm.

In diese Auftreibung mündet der starkwandige Laurersche Kanal ein (Fig. *N*, *S*, *l*), der ungefähr 0,0072—0,0090 mm dick ist. Sein Verlauf ist bei den einzelnen Hemistominen ziemlich gleichartig. Von der Vereinigungsstelle mit dem Oviduct, die mehr oder weniger seitlich in derselben Körperhälfte (Fig. *N*, *O*, *l*) liegt, in der sich das Mehlissche Organ ausdehnt, verläuft der Gang anfänglich fast immer etwas nach dem Vorderende und gleichzeitig zur Dorsalseite und Medianebene hinüber (Fig. *N* und *O*, *R* und *S*, *l*). Bald darauf zieht er jedoch schräg nach dem Hinterende (Fig. *N*,*l*) und schließlich, sobald er etwa die Medianebene erreicht hat, ziemlich genau nach dorsal (Fig. F_1 und G_1, *l*). Die Ausmündungsstelle des Kanals hat bei den einzelnen Hemistominen und sogar bei derselben Art eine etwas variable Lage. Meist findet sie sich in der Region dicht hinter dem Keimstock (Fig. *R*, *l*), seltener ist sie bis zu dessen Mitte nach vorn (Fig. *N*, *l*) oder auch bis zur Mitte des vorderen Hodens nach hinten gerückt (Fig. *V*, *l*).

Im weiteren Verlauf des Oviducts, der jetzt meist ein etwas stärkeres Volumen hat (bis 0,022 mm), machen sich einige Abweichungen bemerkbar, die mit der Lage des Mehlisschen Organs zusammenhängen.

Nach der Anschwellung zieht er nach ventral und nach dem Hinterende und wendet sich gleichzeitig immer mehr zu der Seite hinüber, in der sich das Mehlissche Organ ausdehnt (Fig. *O*, *R* und *S*, *ov*). Der Gang verläuft bei den meisten Hemistominen annähernd geradlinig (Fig. *N*, *R*, *ov*) dicht über der Dorsalfläche des vorderen Hodens (Fig. *L*, *Q*, *ov*) nach hinten. Unmittelbar hinter diesem oder schon kurz vorher nimmt er den unpaaren Dottergang auf (Fig. *N*, *X*, *dgu*) und tritt ins Mehlissche Organ ein, das sich meist fast ausschließlich zwischen den beiden Hoden und seitlich von der Medianebene ausbreitet (Fig. *O*, *S*, *m*). Der Oviduct setzt darauf seinen Weg noch ein kurzes Stück in derselben Richtung (nach ventral und dem Hinterende zu) fort (Fig. *N* und *O*, *ov*), bis er etwa die Querachse erreicht hat. Nunmehr knickt er kurz zur Medianebene (Fig. *O*, *oo*) oder zur Dorsalfläche (Fig. *S*, *oo*) um und erweitert sich zum spindelförmigen, meist in einer Querebene liegenden Ootyp, den Brandes überhaupt nicht erwähnt. Vom Ootyp ab wird der Kanal Uterus genannt, der bald darauf das Mehlissche Organ verläßt. In einem großen Bogen, der vor dem hinteren Hoden und größtenteils in der entgegengesetzten Körperhälfte liegt, wendet sich der Uterus zur Ventralfläche hinüber, wo er aufsteigt d. h. nach vorn verläuft (Fig. G_1, S_1, *ut*). Erwähnen könnte ich noch, daß der Oviduct zwischen Laurerschem Kanal und unpaarem Dottergang oft mit Dotterzellen gefüllt war.

Die eben geschilderten Verhältnisse verschieben sich etwas bei den Arten, bei welchen sich das Mehlissche Organ neben dem asymmetrisch liegenden, vorderen Hoden ausbreitet (Fig. Z_1, R_2, *m*), was Brandes gar nicht erwähnt. Hier mündet der unpaare Dottergang (*dgu*) etwa schon in der Mitte des vorderen Hodens ein; das Ootyp ist stets mehr oder weniger nach dem Hinterende gerichtet (Fig. Z_1, T_2, *oo*). Hinzuzufügen hätte ich noch, daß das Mehlissche Organ stets diffusen Charakter hat und mehr oder weniger umfangreich ist.

Unmittelbar hinter demselben und vor dem zweiten Hoden liegt median das Dotterreservoir (Fig. *O*, *S*, *dr*), das dorsal vom Vas deferens durch die Vereinigung der paarigen Dottergänge (*dgp*) entsteht. Diese beiden Kanäle verlaufen je nach der Lage der Dotterstöcke entweder von dorsal nach ventral auf der Innenseite der Darmschenkel (Fig. *O*, *S*, *dgp*) oder vom Vorderkörper her etwa parallel zur Körperwand nach hinten (Fig. E_2, *dgp*). Bei manchen Arten konnte ich bemerken, daß jeder paarige Dottergang aus zwei der Länge nach ziehenden Sammelröhren hervorgeht (Fig. *R*, *X*, V_1, *ds*), welche die Dotterzellen von vorn und hinten herbeileiten. Das Reservoir ist bei allen

Arten ziemlich gleich gestaltet, nur bei *H. clathratum* ist im ventralen Teil ein ziemlich großer Blindsack vorhanden, welcher in der Einschnürung des zweiten Hodens ein Stück nach hinten reicht (Fig. E_2, *dr*). In der Seite, in der das Mehlissche Organ liegt, geht aus dem Reservoir der unpaare Dottergang hervor (Fig. *S*, W_1, *dgu*), der stets in schräger Richtung nach vorn dem Oviduct entgegenzieht (Fig. *N*, *X*, *dgu*), meist annähernd geradlinig ist und eine ziemlich dicke Wandung hat.

Doch zurück zum Uterus, der aus einem aufsteigenden und einem absteigenden Schenkel besteht. Ersterer ist meist in der Körperseite zu finden, in der sich das Mehlissche Organ ausbreitet, und zwar in der Nähe des betreffenden Darmschenkels (Fig. *L*, *V*, *ut*). Eine Ausnahme macht *H. excavatum* (Fig. *Q*, *ut*), wo er dorsal vom Vas deferens ziemlich genau in der Längsachse des Körpers nach vorn zieht. Die Umbiegung nach dem Hinterende erfolgt fast stets median vor dem Keimstock in einem von dorsal nach ventral gerichteten Bogen, der entweder im vordersten Teil des Hinterkörpers (Fig. *X*, *ut*) oder im letzten Abschnitt des Vorderkörpers liegt (Fig. R_1, *ut*); bei den Arten mit Haftwülsten findet sich in deren letzten Teil ein mehr oder weniger umfangreiches Knäuel von Windungen (Fig. E_2, *ut*). Der absteigende Uterusschenkel verläuft meist geradlinig und parallel zur Körperwand nahe der Ventralfläche nach dem Hinterende (Fig. *N*, *X*, *ut*), wo er sich mit dem Ductus ejaculatorius (*dej*) vereinigt; sind Dotterstöcke (*do*) im Hinterkörper auf der Ventralfläche vorhanden, so liegt der Uterus dorsal von denselben. Der durch die Vereinigung von Uterus und Ductus ejaculatorius entstandene Kanal wendet sich nach dorsal zum Genitalatrium (*ga*) oder kehrt sogar nach vorn um (Fig. Z_1).

Die Dotterstöcke liegen bei den Arten mit kleinem Haftapparat oft größtenteils im Hinterkörper (Fig. 1, 3, *do*), wo sie entweder gleichmäßig die ganze Ventralfläche (Fig. 3, 4) oder nur einen schmalen medianen Streifen bedecken (Fig. 2, 5). Im Vorderkörper ist ihre Verteilung verschieden, und auch bei derselben Art kommen Abweichungen vor. Mitunter breiten sie sich nur bis zur vorderen Kante des Haftapparates aus (Fig. 1, *do*), in dessen seitlichen Teilen sie ebenfalls stets mehr oder weniger stark angehäuft sind, bei manchen Arten erstrecken sie sich bis zum Bauchsaugnapf (Fig. D_1) oder sogar bis zum Pharynx nach vorn (Fig. 5).

Bei den Species mit Haftwülsten liegen die Dotterstöcke fast ausschließlich im Vorderkörper, und zwar hauptsächlich in den Wülsten (Fig. 6, 7, 8).

Die Dotterstöcke haben traubigen Bau. Die einzelnen Follikel sind unregelmäßig angeordnet und lassen nur stellenweise, wie in der ersten Hälfte des Hinterkörpers von *H. spathaceum* (Fig. 1, *do*) und im Haftzapfen von *H. alatum* (Fig. *J*, *do*), eine geringe Gleichmäßigkeit in der Richtung erkennen. Sie haben bei den einzelnen Arten ziemlich dieselbe Dicke, die im Minimum 0,027, im Maximum 0,045 mm, meist etwa 0,032—0,040 mm beträgt.

Die ellipsoidischen Eier sind wenig zahlreich (Fig. 4, 5, *ei*) und stets, meist sogar recht beträchtlich kleiner als Brandes angibt. Am kleinsten scheinen sie bei *H. denticulatum* zu sein, wo ihre Länge nach meinen Messungen nur 0,079, ihre Breite nur 0,050 mm beträgt, am größten bei *H. cordatum*, wo ihre Durchmesser 0,117 und 0,070 mm sind. Nicht unerwähnt lassen möchte ich, daß die genauen Maße der Eier infolge ihrer Größe im Totalpräparat schwer zu ermitteln ist, denn eine geringe schräge Lage genügt, um die Länge kürzer erscheinen zu lassen. Erklärlich ist dadurch auch, daß die Angaben der älteren Autoren selten mit meinen Messungen übereinstimmen.

δ) Genitalatrium.

Die Ausmündung des durch die Vereinigung von Uterus und Ductus ejaculatorius entstandenen Kanals steht in engem Zusammenhang mit einem sehr verschieden gestalteten Begattungsorgan, das v. Lorenz und Brandes »Bursa copulatrix« genannt haben. Bei allen andern Trematoden wird aber dies Gebilde, das ebenfalls oft sehr kompliziert gebaut ist, als Genitalatrium bezeichnet, und da ich nun nicht einsehen kann, weshalb dieses Organ bei unsrer Helminthengruppe einen andern Namen tragen soll, habe ich die Bezeichnung »Bursa copulatrix« fallen gelassen.

Die Beschreibung, die Brandes vom Genitalatrium gibt, trifft auf die Hemistominen gar nicht zu oder nur in sehr geringem Grade. Er unterscheidet hauptsächlich zwei Modifikationen, von denen sich die eine bei keinem der von mir anatomisch untersuchten Hemistominen findet, die andre bei weitem nicht erschöpfend geschildert ist. Bei den meisten Arten ist das Begattungsorgan sehr verschieden gestaltet, und ich muß deshalb mehr auf die Abschnitte »Genitalatrium« im speziellen Teil verweisen. Nur zwei Typen will ich hier kurz streifen.

Bei allen Species macht es sich mehr oder weniger nahe dem Hinterende als querspaltförmige, oder querelliptische, selten annähernd kreisförmige Vertiefung (*ga*) bemerkbar (Fig. T_1, V_2, W_2, *ga*). Nach der

Darstellung von BRANDES soll bei unseren Formen stets ein Begattungskegel, ich will ihn Genitalkegel nennen, vorkommen. Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall, denn ein solcher findet sich nur bei vier der untersuchten Species, bei sechs dagegen nicht.

Ist ein Kegel vorhanden, so liegt er meist in der hinteren Wandung des Atriums und kann wahrscheinlich vorgestülpt werden, bei einem Exemplar war es jedenfalls der Fall (Fig. N_2, *gk*).

Bei einer andern Modifikation des Genitalatriums, bei der kein Kegel vorhanden ist, liegt die Genitalöffnung am hinteren dorsalen Rand der Höhlung. Das Organ dürfte hier saugnapfähnliche Funktion haben (Fig. R_1, V_1, *ga*).

6. Exkretionsorgane.

Die Beschreibung des Exkretionssystems, wie sie BRANDES (7) gibt, entspricht teilweise nicht den Tatsachen. Bereits KOPCZYNSKI (30) und ODHNER (84) haben bei *Codonocephalus mutabilis* Diesing, bzw. *Diplostomum abbreviatum* Brandes andre Verhältnisse gefunden, und ich kann ebenfalls dasselbe bei den Hemistominen bestätigen. Wie auch schon KOPCZYNSKI sagt, kommt der Darstellung von BRANDES keine allgemeine Gültigkeit zu.

Bei sämtlichen Hemistominen lassen diese Organe einen durchgehenden Typus erkennen. Nur bei den Species, die mit Haftwülsten versehen sind, finden sich einige Abweichungen, die man als Neubildungen auffassen kann. Alle Einzelheiten will ich hier nicht schildern, und ich verweise darum mehr auf die einzelnen Arten.

Im Vorderkörper erkennt man im Totalpräparat in der Region zwischen Pharynx und Zapfen drei Gefäßstämme (Fig. 3, N_1, *e*). Der unpaare liegt median und scheint immer unverzweigt zu sein, die paarigen finden sich seitlich von den Darmschenkeln und geben namentlich nach außen viel Anastomosen ab, die zusammen- und auseinanderfließen und so ein unregelmäßiges, hauptsächlich seitlich liegendes Netzwerk bilden (Fig. 1). Die drei Stämme vereinigen sich hinter oder auch neben dem Pharynx (Fig. 1, 2, 3) und senden zwei kleinere Gefäße zu den Seiten des Mundsaugnapfs nach vorn (Fig. D_1). Der mediane Kanal verbreitert sich meist in der Region des Zapfens (Fig. *F*, *e*) und tritt mit den beiden Seitenstämmen oft mehrmals in Verbindung, so daß wir hier also ein dorsal und seitlich liegendes, oberflächliches Netzwerk haben (Fig. *F*, *G*, *e*).

Außerdem ist noch in der Region hinter dem Zapfen ein starkwandiger Stamm, das »Zentralgefäß« (KOPCZYNSKI) (Fig. *G*, *e*), vor-

handen, das meist in der Nähe der Längsachse verläuft und aus dem medianen Längskanal des Vorderkörpers stammt. Derselbe gibt nämlich in der vordersten Region des Haftapparates ein nach ventral ziehendes großes Gefäß ab (Fig. *D*, B_2), das hier bis zur Oberfläche reicht. Dort biegt es nach hinten um (Fig. B_2), löst sich gleichzeitig in 5—8 kleinere Röhren auf, die sich vereinigen und trennen und so im Haftzapfen einen fast nur subcutan liegenden Plexus bilden (Fig. *D*, *E*, *F*). Im letzten Teil des Zapfens vereinigen sich die kleinen Kanäle wieder (Fig. B_2), und es geht aus ihnen das Zentralgefäß hervor. Dieses nimmt bald an Volumen zu (Fig. B_2) und teilt sich früher oder später, meist jedoch vor der Umbiegung des aufsteigenden Uterusschenkels, also im Vorderkörper. Es entsteht ein großes ventrales und ein dorsales Gefäß, oder das Zentralgefäß gibt auch nur nach dorsal einen kleineren Kanal ab.

Das oberflächlich gelegene Maschenwerk des Vorderkörpers ist mittlerweile ganz aus den dorsalen nach den seitlichen und ventralen Körperteilen gerückt. Niemals setzt es sich auf der Dorsalfläche direkt bis in den Hinterkörper fort, wie es bei *Codonocephalus mutabilis* Dies. nach Kopczynski der Fall ist (»Rückengefäß«). Es sind also dieselben Verhältnisse, die v. Nordmann (51) und Fraipont (25) bei *Diplostomum volvens* und Mataré (42) bei der von ihm untersuchten Hemistominenlarve nachgewiesen haben.

Im ganzen Hinterkörper findet sich bei allen Arten ein meist sehr stark entwickeltes und nur oberflächlich liegendes Netzwerk (Fig. *L*, *Q*, *e*). Außerdem sind noch zwei kleinere Kanäle vorhanden, die den absteigenden Uterusschenkel bis zum Hinterende begleiten, und die ich deshalb als Uterusgefäße bezeichnen möchte. Diese gehen aus dem ventralen Teil (Fig. *P*) des Zentralgefäßes hervor, das meist durch den vorderen Uterusbogen geteilt wird. Das Oberflächensystem des Hinterkörpers steht mit dem dorsalen Teil des Zentralgefäßes in Verbindung und ebenfalls meist mit dem ventral und seitlich liegenden Netzwerk des Vorderkörpers. Hinter dem zweiten Hoden nimmt das Netzwerk des Hinterkörpers früher oder später die Uterusgefäße auf und mündet durch den Exkretionsporus, der etwas ventral oder dorsal am Hinterende liegt, direkt nach außen (Fig. *N*, *R*, F_1, *ep*). Im hintersten Abschnitt des Körpers setzt sich das Oberflächensystem mitunter in zwei seitliche Gefäße fort, die sich kurz vor dem Porus vereinigen.

Kopczynski hat, wie schon erwähnt, für den Kanal, der aus dem oberflächlich sich ausbreitenden Plexus des Haftapparates hervor-

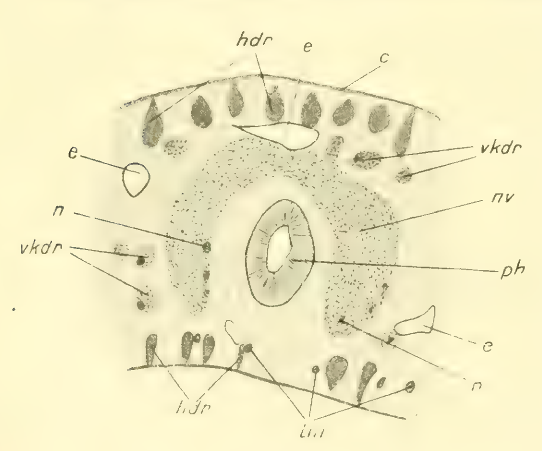
geht, den Namen »Zentralgefäß« geprägt. Diese Bezeichnung scheint bis zur Teilung in den ventralen und dorsalen Stamm seine Berechtigung zu haben, da dasselbe oft nahe der Längsachse zu finden ist. Weiterhin möchte ich aber diesem Autor nicht beipflichten, denn er nennt die beiden kleinen, ventral liegenden Uterusgefäße gleichfalls die »beiden Zentralgefäße«. Schon ODHNER hat gemeint, daß diese Bezeichnung nicht gerechtfertigt sei. Zu dem Namen Uterusgefäße hat mir ihre Lage Anlaß gegeben, die anscheinend die Funktion des Uterus in gewissem Grade erleichtert. Wenn wir nämlich in Betracht ziehen, daß einerseits der absteigende Uterusschenkel zwischen Dotterstockfollikeln und Hoden verhältnismäßig wenig Raum findet (Fig. *L*, *Q*), und andrerseits die Eier recht groß sind, muß es zweckmäßig erscheinen, wenn die in der Nähe befindliche Region dehnbarer ist als das Parenchym. Dies dürfte durch die Uterusgefäße ermöglicht werden.

Wir kommen nun zum Exkretionssystem der Arten mit Haftwülsten, bei denen ich es allerdings nicht habe bis in alle Einzelheiten verfolgen können. Im Hinterkörper dürfte etwa derselbe Typus vorhanden sein wie bei den andern Species, anders im Vorderkörper. Der mediane Kanal reicht hier nämlich nur vom Pharynx bis zum Vorderende des Haftapparats (Fig. P_2, *e*), wo er sich in drei Gefäße teilt. Das eine verläuft hinter dem Haftdrüsenkomplex bis zur Ventralfläche der Haftwülste und läßt den oberflächlich gelegenen Plexus entstehen (Fig. G_2, O_2, *e*), die beiden andern ziehen in transversaler Richtung und treten mit dem seitlichen, in der Lamelle sich ausbreitenden Netzwerk in Verbindung. Ein Zentralgefäß ist ebenfalls vorhanden. Bis hierhin ist also die Anordnung des Kanalsystems ebenso wie bei den andern Hemistominen, nur daß zwischen dem Vorderende des Zapfens und dem Zentralgefäß ein bedeutend größerer Zwischenraum ist (vgl. Fig. B_2 und P_2, *e*). Da nun aber die mächtigen Haftwülste auch mit Exkretionsorganen versorgt werden müssen, treten Neubildungen auf. In der Medianebene sendet der Plexus des Haftapparates nach dorsal etwa 5—6 starke Kanäle (Fig. P_2, *e*) ab, die meist an Volumen zunehmen und sich nahe der Körperwand in jederseits ein oder zwei transversal ziehende Quergefäße auflösen, von denen etwa zwölf vorhanden sind. Diese vereinigen sich ebenfalls mit dem seitlichen Gefäßnetz. Die dorsoventralen Kanäle machen sich im Totalpräparat oft zwischen den Dotterstöcken als helle Flecken bemerkbar. Die Zahl der letzteren ist sieben bis acht, da noch die vordere Anastomose des medianen Stammes und im hinteren Teil des Zapfens das Zentralgefäß hinzukommt (Fig. 6, 7, *e*). Ob bei diesen drei Arten im Vorderkörper

wie bei den andern Hemistominen zwei andre seitliche Längsstämme verlaufen, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können.

BLANCHARD (4) hat bei *H. alatum* jene dorsalen Querkanäle und im Hinterkörper ein unregelmäßiges Gefäßnetz beobachtet. Diese mit Hilfe von Injektionen gewonnenen Resultate sind also zutreffend. Auch BRANDES beschreibt bei den letzten drei Arten einzelne Teile des Systems, doch bei weitem nicht alle Einzelheiten. Als gar nicht den Tatsachen entsprechend hat sich seine Angabe herausgestellt, daß im Hinterkörper zwei seitliche Gefäße vorhanden sein sollen (zu denen »vielleicht« bei einigen Formen »noch ein dritter medianer Bauchstamm hinzukommen kann«).

Zum Schluß möchte ich mich noch mit einigen Worten den Betrachtungen ODHNERS (84) zuwenden. Derselbe gibt an, daß bei *Diplostomum abbreviatum* Brandes die Gefäße des Vorderkörpers eine »leicht dorsale Schicht« bilden. Bei den Hemistominen habe ich dies nicht beobachten können, denn das ganze System liegt in der Mitte der Lamelle (Fig. C, G_2, e). Weiterhin sagt er, daß die Uterusgefäße »in keiner Weise von dem übrigen Netzwerk abgesondert sind, was für die von mir gemachte Annahme spricht, daß es sich bei den »Zentralgefäßen« (unsre Uterusgefäße) um keine »Hauptstämme«, sondern nur um tiefer in den Körper hineinverlagerte Teile des subcutanen Netzwerkes handeln dürfte«. Daß die Uterusgefäße keine »Hauptstämme« sind, wie KOPCZYNSKI annimmt, ist zweifellos richtig, daß sie aber »in keiner Weise abgesondert sind«, scheint nicht der Fall zu sein, denn bei *H. spathaceum* treten sie nur durch ganz kleine Anastomosen mit dem Oberflächensystem in Verbindung. Endlich hätte ich noch darauf aufmerksam zu machen, daß dies letztere nach ODHNER die umgewandelte Exkretionsblase der Diplostomen (*Diplostomum volvens*) darstellt.



Textfig. *K*.

H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn. (Kgb. S., Fl. 10 323 Nr. 6). Querschnitt durch den Pharynx und Zentralnervensystem. 400 : 1. KRAUSE gez. *c*, Cuticula; *e*, Exkretionsgefäß; *hdr*, einzellige Hautdrüsen; *lm*, Längsmuskeln; *n*, Kern; *nv*, Nervensystem; *ph*, Pharynx; *vkdr*, Vorderkörperdrüsen.

7. Nervensystem.

Den bisher bekannt gewordenen Beobachtungen über das Nervensystem kann ich kaum Neues hinzufügen, da sich meine Untersuchungen nicht auf dies Gebiet erstreckten. Ich will jedoch das anführen, was mir gelegentlich aufgefallen ist. Von *H. spathaceum* habe ich einen Querschnitt durch die Hirnganglien und deren Kommissur (Fig. *K*, *nv*) abgebildet; der ganze Komplex umgibt hufeisenförmig den Pharynx auf der Dorsalseite. Von hier aus habe ich jederseits einen starken, ventral liegenden Strang bis in den Hinterkörper hinein verfolgen können (Fig. *C*—*G*, *nv*), bei *H. alatum* fand ich auch zwei zu den Tentakeln ziehende, verhältnismäßig starke Nerven.

C. Spezieller Teil.

I. Vorbemerkungen.

Brandes hat bei der Gattung *Hemistomum* Diesing 14 Vertreter erwähnt, die sich auf 12 reduzieren. Zu denselben kommen noch drei seiner Diplostomen, da ihre Merkmale mit denen der Unterfamilie in Widerspruch stehen, bei *H. grande* in einem Punkt sogar in direktem. Diese letzte Species und ebenso *Diplostomum spathulaeforme* Brandes gehören also vorläufig der Gattung *Hemistomum* an. Außer den abgebildeten Formen habe ich alle die aufgereiht, von denen ich kein Material erlangen konnte. Ein Gesamtüberblick über die bisher bekannten Hemistominen dürfte dadurch erleichtert werden.

Endlich hätte ich noch einige kurze Fingerzeige für die Bestimmung der Arten zu geben. Brandes meint, daß hierbei »hauptsächlich der Bau des Haftapparates in seinen Einzelheiten und der Bau der Bursa copulatrix in Betracht kommt«. Nach diesen Merkmalen wird aber ein Erkennen der Arten einfach unmöglich sein, denn beide Organe lassen bei den meisten Hemistominen im Totalpräparat nur selten Unterschiede erkennen. Wichtiger werden dagegen oft andre Einzelheiten sein, wie z. B. Größe und Lage der Hoden und des Keimstocks, Verteilung der Dotterstöcke, Anwesenheit von Kopfdrüsen und vor allem der äußere Habitus, der meist allein schon genug Kennzeichen bieten dürfte. In zweifelhaften Fällen wird allerdings der Bau des Genitalatriums ausschlaggebend sein können, da es fast stets Besonderheiten aufweist.

II. Beschreibung der Arten. Gattung Hemistomum Diesing 1850.

(*Planaria* Goeze 1782 ep, *Alaria* Schrank 1788, *Festucaria* Schrank 1790, *Distoma* Abildgaard 1790 ep, *Fasciola* Gmelin 1790 ep, *Amphi-*

stoma Rudolphi 1819 ep. *Holostomum* Nitzsch 1816 ep. *Distomum* Creplin 1829 ep, *Diplostomum* Diesing 1850 ep, *Diplostoma* Olsson 1876 ep, *Holostoma* Macleay 1886. *Diplostomum* Brandes 1888 ep, *Conchosomum* Railliet 1896, *Conchosoma* Stossich 1898).

1. H. spathaceum (Rud.) Dies.
(Tafel VI, Fig. 1.)

(*Amphistoma Lari glauci* Rudolphi 1819, *Distoma spathaceum* Rudolphi 1819, *Amphistoma pileatum* Bremser 1824 *nec* Rudolphi 1819, *Holostomum spathaceum* Dujardin 1845. *Holostomum pileatum* Dujardin 1845, *Hemistomum commutatum* Diesing 1850, *Diplostoma spathaceum* Olsson 1876, *Holostomum erraticum* v. Linstow 1877, *Hemistomum pileatum* Brandes 1888, *Monostomum macrostomum* Rudolphi?).

Geschichte.

Wie schon die große Anzahl Synonyma zeigt, ist die Geschichte von *H. spathaceum* recht verwickelt. Es stellte sich nämlich bei meinen Untersuchungen heraus, daß drei Species zu vereinigen waren, die zuerst von Rudolphi, Bremser und von v. Linstow erwähnt sind. Der Grund für deren Aufstellung dürfte in der großen Verbreitung zu suchen sein, denn dieser Trematode kommt in vielen mitteleuropäischen Wasservögeln vor. Der Klarheit wegen will ich die Geschichte jeder Art für sich besprechen.

Die erste Kunde findet sich 1819 bei Rudolphi (62) unter den beiden Namen »*Amphistoma Lari glauci*«, das er nicht beschreibt, und *Distoma spathaceum*, von dem er einige Haupteigenschaften hervorhebt. Da er den ziemlich großen Bauchsaugnapf und die Mundöffnung sieht, rechnet er es zu den Distomen. Im Jahre 1819 macht Nitzsch (50) kurz darauf aufmerksam, daß das *Distoma spathaceum* unzweifelhaft zu seiner Gattung *Holostomum* gehöre. Dujardin (23) folgt 1845 diesem Vorschlag und rechnet die beiden Arten Rudolphis, deren Zusammengehörigkeit er erkennt, als *Holostomum spathaceum* zu dem eben genannten Genus. Diesing (20) reiht es 1850 unter seine Hemistomen ein; die kurze Diagnose ist insofern irrtümlich, als der Bauchsaugnapf für die männliche Geschlechtsöffnung angesehen wird.

Die beste von allen Beschreibungen und auch recht gute Figuren bringt uns 1876 Olsson (53), so daß ich in bezug auf die Körperform kaum Neues hinzufügen kann. Auch erkennt der Autor die Hoden, den Keimstock, die Verteilung der Dotterstöcke, das Dotterreservoir und eine Anhäufung männlicher Leitungswege vor dem vorderen Hoden,

die er aber irrtümlich für die Vesicula seminalis hält. Sonderbar ist jedoch die Funktion, die dieser gewissenhafte Beobachter dem Bauchsaugnapf und namentlich dem Haftapparat zuschreibt, dessen verschiedene Gestalt ihm auffällt. In jenem sieht er wie DIESING die männliche Geschlechtsöffnung, in diesem die weibliche, trotzdem er besonders hervorhebt, daß er hier niemals hat Eier austreten sehen. Wegen der von den Hemistomen DIESINGS abweichenden Lage der Geschlechtsorgane sieht sich OLSSON genötigt, das *H. spathaceum* zu den Diplostomen v. NORDMANNS zu zählen, bei denen die Geschlechtsorgane sich im Hinterkörper und nicht wie bei jener Gattung im Vorderkörper ausbreiten. *Sula bassana* L. nennt er als neuen Wirt, dessen Würmer er aber als eine Varietät ansieht. Besonders anführen will ich noch, daß der Autor die dunklen Pakete zu den Seiten des Vorderendes als »Kopfdrüsen« bezeichnet. BRANDES (6, 7) reiht *H. spathaceum* nur kurz unter den zweifelhaften Species auf, bei LÜHE (40) bildet es die zweite Art.

Im Jahre 1824 bildet BREMSER (12) unsern Trematoden recht gut ab, doch irrtümlich unter dem Namen *Amphistoma pileatum* Rud., das ein typisches *Holostomum* ist, wie ich aus Originalexemplaren der Sammlung RUDOLPHIS aus dem Berliner Museum ersehen habe. Der Autor ist hierzu wohl durch den Wirt verleitet worden, da sein *Amphistoma pileatum* in *Sterna caspia* Pall., das *Amphistoma* RUDOLPHIS in andern *Sterna*-Arten vorkommt. Da beide denselben Namen tragen, werden sie von DUJARDIN (23) als *Holostomum pileatum* Duj. vereinigt. Erst DIESING (20) trennt das von BREMSER abgebildete *Amphistoma* als *Hemistomum commutatum* Dies. ab, und sondert es so von den Holostomen; die Beschreibung ist lückenhaft. Nach BRANDES (6 und 7) ist diese Species zweifelhaft, bei LÜHE (40), der auf den alten Artnamen *pileatum* zurückgeht, ist es die erste Species.

Endlich kommen wir zur dritten Art, die v. LINSTOW (34) im Jahre 1877 aufgestellt hat. Sie heißt *Holostomum erraticum* und ist im Darm von *Mergus merganser* L. und *Colymbus auritus* L. gefunden und ziemlich eingehend beschrieben und abgebildet. Die »ohrförmigen Spitzen« am Vorderende spricht v. LINSTOW als »Reservoirs von Leimdrüsen« an, »die in 6 Längsreihen im Vorderkörper sich hinziehen«. BRANDES (6, 7) bezeichnet diese Art mit »*H. pileatum*«, doch setzt er merkwürdigerweise keinen Autornamen dahinter. Die Diagnose kann man direkt als mangelhaft bezeichnen, da bei weitem nicht die von v. LINSTOW gemachten Angaben wiederholt werden. Bei LÜHE heißt dieser Trematode *Hemistomum spec. inqu.* (= *Hol. erraticum* v. Linstow nec Rud.).

Die Identität aller drei Species ist zuerst von BRANDES (6, 7) und später von LÜHE vermutet worden, dessen Artbeschreibungen nach den Angaben der älteren Autoren gemacht sind. Als provisorische Unterscheidungsmerkmale dienen bei letzterem die Wirte: *H. pileatum* kommt in Seeschwalben, *H. spathaceum* in Möven und endlich *H. spec. inqu.* in Tauchern und Sägern vor. Nach meinen Untersuchungen sind die drei Arten tatsächlich identisch, denn ich habe in der äußeren Form und Anatomie keine Unterschiede entdecken können.

Im Jahre 1892 spricht BRANDES (8) die Vermutung aus, daß *Monostomum macrostomum* Rud. aus *Larus ridibundus* wahrscheinlich mit seinem *Hemistomum pileatum* identisch sei; ich lasse dies dahingestellt.

Zum Schluß der Geschichte will ich noch die wertvollen Berichte BRAUNS (10, 11) über die entwicklungsgeschichtlichen Versuche der Gebr. EHRHARDT anführen. Durch diese ist einwandfrei festgestellt worden, daß *Diplostomum volvens* v. Nordm. aus den Augen von *Cyprinus*-Arten die Larvenform von *Hemistomum spathaceum* ist. Neuerdings hat MATARÉ (42) dieses Resultat bezweifelt, und zwar aus Gründen, die auf der Arbeit von BRANDES fußen. Das *Hemistomum pileatum* von BRANDES oder *spathaceum* (Rud.) sollte nach diesem Autor einen kompakten Zapfen haben, während MATARÉ für *Diplostomum volvens* eine papillöse Grube als Haftapparat festgestellt hat. Diese Widersprüche habe ich klarstellen können, da ich auch bei *Hemistomum spathaceum* den Zapfen oft mit einer Höhlung vorgefunden habe.

Der Beschreibung liegen Exemplare aus dem Darm von *Larus glaucus* Brünn (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 6) und *Larus ridibundus* L. (Kbg. S., Fl. 10 237 Nr. 6) zugrunde.

Körperform.

Die Länge der von mir gemessenen Tiere schwankt zwischen 1,5 und 3,3 mm, nach OLSSON (53) und STOSSICH (73) beträgt sie bis 4 mm. Das Längenverhältnis von Vorder- und Hinterkörper weist in der Literatur erhebliche Verschiedenheiten auf, doch stimmt dies mit den Tatsachen überein. In den meisten Fällen war der Hinterkörper nur wenig bis ein Drittel mal größer, seltener um das Doppelte (Fig. 1); extreme Maße von zwei Tieren sind z. B. Vorderkörper 0,60 und 1,36 mm lang, Hinterkörper entsprechend 1,27 und 1,41 mm. Die Länge des vorderen Teiles variiert zwischen 0,60—1,27 mm, die des hinteren von 0,77—2,1 mm. Beide Abschnitte bilden eine gerade Linie (Fig. 1) oder sind mehr oder weniger nach dorsal gegeneinander gewinkelt, sogar bis zu 90°.

Der Umriß des Vorderkörpers ist ungefähr eiförmig (Fig. 1). Die größte Breite liegt in der Höhe des Zapfens, sie beträgt 0,36—0,69 mm, nach Olsson und Stossich (73) bis 1 mm. Die Ränder sind meist ein wenig ventralwärts umgebogen, so daß der Körperteil bald mehr plan (Fig. *C*), bald stärker ausgehöhlt erscheint. Das Vorderende ist ganz charakteristisch gestaltet: die vordere Hälfte des Mundsaugnapfes ragt halbkuglig hervor (Fig. 1, *ms*), seitlich von der hinteren und seitlich vom Pharynx findet sich der halbmondförmige, dunkelgefärbte Kopfdrüsenkomplex (*kdr*), der ziemlich scharf abgegrenzt ist und eine Querstrichelung erkennen läßt. Die innere Umgrenzung desselben ist ungefähr halbkreisförmig, die äußere wird durch die eingebuchtete Körperkontur gebildet, weshalb das Vorderende häufig dreilappig erscheint. Nach hinten erstreckt sich dieser Drüsenhaufen bis zum letzten Teil des Pharynx oder noch darüber hinaus. Die Dicke des Vorderkörpers beträgt in der Mitte bis 0,15 mm.

In der zweiten Hälfte des Vorderkörpers erhebt sich der ziemlich genau kreisförmige Haftzapfen, dessen mittlerer Durchmesser ungefähr 0,32 mm ist. Die kleinste Länge war 0,22, die größte 0,41 mm, die kleinste Breite 0,24, die größte 0,39 mm, woraus man erkennt, daß je nach dem Kontraktionszustand bald die eine, bald die andre um ein Geringes überwiegt. Über das Verhältnis des Zapfendurchmessers zur Körperbreite finden sich in der Literatur große Differenzen, die ich ebenfalls bestätigen kann: das Organ nimmt mitunter nur wenig mehr als ein Drittel der Breite des Vorderkörpers ein, in den meisten Fällen jedoch mehr als die Hälfte (Fig. *E*, *z*). Sein vorderer Rand ist 0,34—0,85 mm vom Mundsaugnapf entfernt und liegt meist hinter der Mitte des Vorderkörpers, sehr selten vor dieser. Die Gestalt des Zapfens ist recht mannigfaltig, worauf schon Olsson aufmerksam macht. Das Organ springt oft weit (Fig. *E*, *z*) vor, namentlich wenn der Vorderkörper nach dorsal zurückgebogen ist, und erscheint dann pilzhutförmig. In diesem Fall ist seine Oberfläche etwas gewölbt oder mehr abgeplattet, die Basis ist verjüngt (Fig. *E*, *z*). Bei andern Tieren ist seine Mitte schlitz- oder grubenartig eingesenkt oder der ganze Zapfen median tief gefurcht (Fig. *F*, *z*), dann nicht scharf umrandet und weniger sichtbar (Fig. 1, *z*). Der dorsoventrale Durchmesser des Haftapparates beträgt bis 0,16 mm.

Der Hinterkörper ist scharf abgesetzt und scheint in den letzten Teil des Vorderkörpers auf der Dorsalfläche eingefügt zu sein (Fig. 1), da dessen hinterer Rand ventral frei hervorragt (Fig. *N*, *la*). Die Gestalt des Hinterkörpers ist von den verschiedenen Autoren als länglich

eiförmig, keulenförmig (Fig. 1) oder gleichmäßig breit im hinteren Teile beschrieben. Mehr Übereinstimmung herrscht über seine vordere Region, die nach fast allen Angaben die geringste Dicke (Fig. 1) besitzt. Eine Ausnahme macht DUJARDIN, der den Hinterkörper als zylindrisch bezeichnet. Alle diese Fälle habe ich beobachten können, zylindrische Gestalt jedoch selten. Die geringste Breite beträgt im vorderen Teil 0,13—0,32 mm, sie ist also stets, oft sogar recht beträchtlich kleiner als die halbe Breite des Vorderkörpers. Der größte Querdurchmesser des Hinterkörpers soll nach v. LINSTOW (34) 0,46 mm, nach OLSSON bis 0,8 mm betragen, nach meinen Messungen schwankt er zwischen 0,23 und 0,71 mm und liegt meist in der Mitte. Das Hinterende ist nach BRANDES (6, 7) mitunter »kahnförmig« nach dorsal gebogen, auch ich habe dies beobachten können. Bei manchen Tieren ist in der zweiten Hälfte des Hinterkörpers zwischen den Hoden eine mehr oder weniger ausgeprägte Einschnürung vorhanden, die bei einem Exemplar den Durchmesser an dieser Stelle sogar um die Hälfte verringerte. Auf der Dorsalfläche nahe dem Hinterende deutet eine kleine, quer gelegene Grube (Fig. *N*, *ga*) das Genitalatrium an.

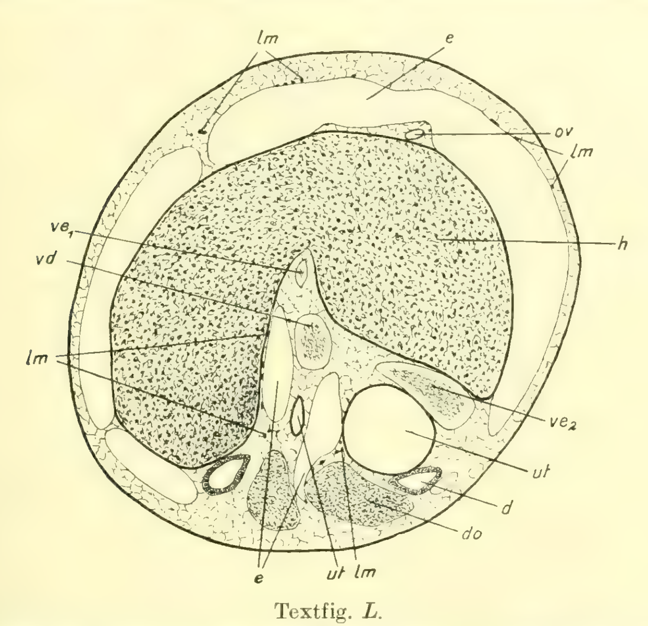
Anatomie.

(Die Beschreibung gilt für die Linkslage des MEHLISschen Organs und Rechtslage des Keimstocks.)

Saugnäpfe und Darm. Die Größen von Mund-, Bauchsaugnapf und Pharynx sind infolge der stark wechselnden Körpergröße auch recht schwankend. In der Literatur sind kaum darüber Angaben gemacht bis auf VON LINSTOW (34), nach welchem der Mundsaugnapf 0,072, der Bauchsaugnapf 0,080 mm groß ist. Nach meinen zahlreichen Messungen hat der erstere eine Länge von 0,054 bis 0,094 und eine Breite von 0,054—0,099 mm, diese ist meist etwas beträchtlicher. Der ellipsoidische Pharynx ist 0,041—0,081 mm lang und 0,036—0,072 breit, auf ihn folgt ein Oesophagus von 0,045—0,081 mm. Der Bauchsaugnapf ist das größte dieser Organe und hat stets querelliptischen Umriß, die Durchmesser sind 0,059—0,14 und 0,054—0,11 mm. Aus diesen recht erheblichen Schwankungen, sogar um das Doppelte, kann man natürlich wenig entnehmen; wichtiger ist das einigermaßen konstante Größenverhältnis dieser Organe zueinander: der Pharynx ist fast immer kürzer als der Mundsaugnapf, höchstens ebenso lang und stets breiter als $^1/_2$ und schmäler als $^3/_4$ desselben; der Bauchsaugnapf ist immer größer als der Mundsaugnapf und ungefähr doppelt so breit als der Pharynx. Der Bauchsaugnapf liegt etwa in der Mitte des Vorder-

körpers (Fig.1, *s*), meist noch in der ersten Hälfte, seltener in der zweiten und kann vom Haftzapfen teilweise verdeckt sein.

Die Darmschenkel verlaufen in der Region bis zum Haftapparat ungefähr parallel und nahe beieinander (Fig. 1, *d*) in einem Abstand von 0,083 bis 0,14 mm. In der Höhe dieses Organs entfernen sie sich bis auf 0,2 mm, sie liegen in der Lamelle (Fig. *D*, *E*, *d*) und nicht im Zapfen. Im vorderen dünnen Teil des Hinterkörpers nähern sie sich wieder etwas mehr und biegen gleichzeitig allmählich (Fig. *P*, *d*) zur Ventralfläche hinüber. In der Höhe des Keimstocks erreichen sie meist



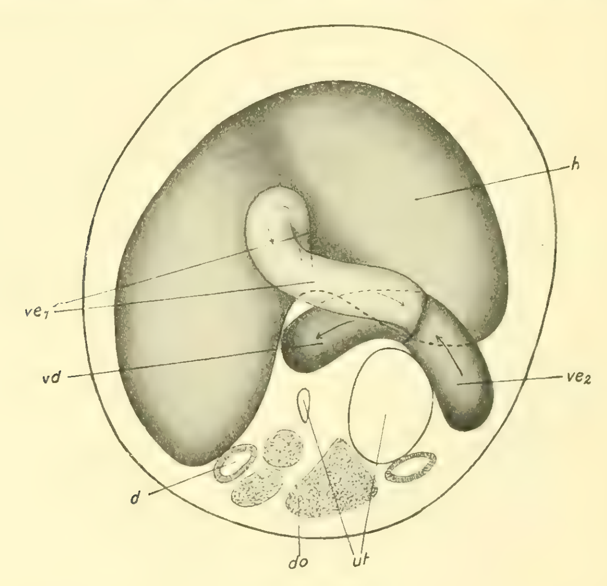
Textfig. *L*.

H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn. (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 6). Querschnitt durch das erste Drittel des vorderen Hodens. (Blick vom Vorderende). 150 : 1. Krause gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *M*.

ihren größten Abstand, der bis 0,3 mm beträgt. In der Region der Hoden finden sie sich ventral von den Schenkeln (Fig. *L*, *d*) und verlaufen ungefähr parallel, jedoch variiert ihre Entfernung bei den einzelnen Tieren ziemlich stark, nämlich zwischen 0,07 und 0,3 mm. Der Durchmesser des Lumens kann 0,052 erreichen.

Männliche Organe. Die Hoden liegen entweder ganz in der zweiten Hälfte des Hinterkörpers (Fig. 1, *h*), oder der vordere reicht noch mehr oder weniger weit über die Halbierungslinie nach vorn; meist nehmen sie das 4. und 5. Sechstel ein. Ein Querschnitt durch ihre Mitte zeigt fast immer eine ventralwärts offene Hufeisenform (Fig. *L*, *h*), sehr

selten ist diese kaum ausgeprägt, da die ventrale Einschnürung sehr flach ist. Von der Dorsalfläche erscheinen beide Organe querellipsoidisch geformt; ihre Lage ist mitunter etwas schräge. Die Öffnung des Hufeisens ist beim vorderen Hoden stets etwas nach links gedreht (Fig. *L*, *h*), d. h. der rechte Schenkel ist etwas mehr nach ventral verlagert, während dementsprechend der linke etwas mehr nach dorsal gerückt ist. Diese Drehung wird anscheinend durch den linksseitig aufsteigenden Uterusschenkel (*ut*) und das hier ebenfalls nach vorn verlaufende



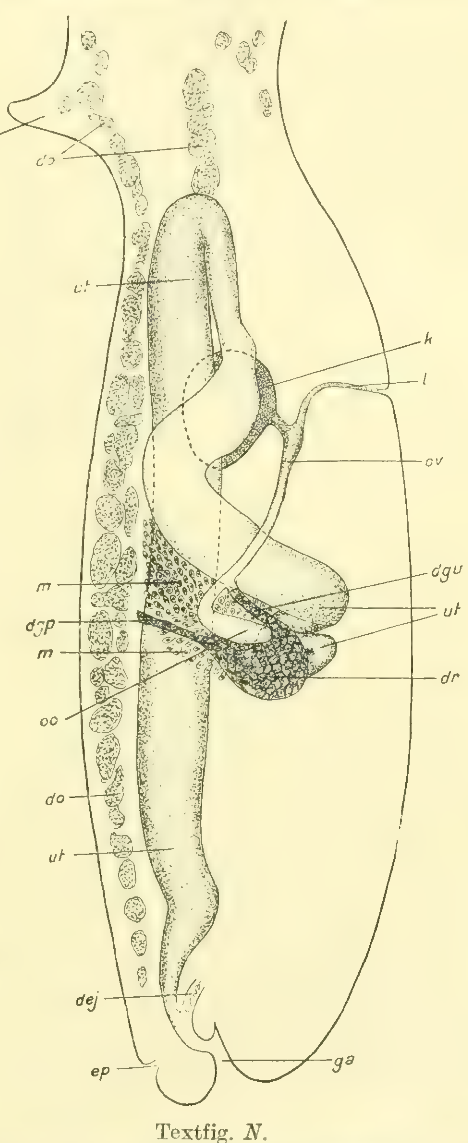
Textfig. *M*.

H. spathaceum **(Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn. (Kgb. S., Fl. 10 323 Nr. 6). Rekonstruktion des Verlaufs der männlichen Leitungswege vor dem vorderen Hoden, aus Querschnitten. (Blick vom Vorderende). 150 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *lm*, Längsmuskeln; *ov*, Oviduct; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_1 und ve_2, Vasa efferentia.**

hintere Vas efferens (ve_2) bewirkt. Die vordere Fläche des Hodens ist median etwas eingeschnürt (Fig. 1, *h*). Die hufeisenförmige Gestalt des zweiten ist nur bei Querschnitten durch den vorderen und mittleren Abschnitt erkennbar, da im hinteren Drittel die mediane Ventralfurche auch die Hinterfläche des Hodens tief einschnürt (Fig. 1, *h*). Die linken Schenkel von beiden Hoden sind infolge des hier liegenden Mehlisschen Organs weiter voneinander entfernt als die rechten, die sich meist berühren (Fig. 1). Die Breite des vorderen Hodens beträgt 0,28—0,52, die des hinteren 0,32—0,59 mm, die entsprechenden Längen sind 0,17—

0,34 und 0,21—0,40 mm; der dorsoventrale Durchmesser des ersten schwankt zwischen 0,22 und 0,34 mm, in der Medianebene zwischen 0,155 und 0,30 mm, beim zweiten entsprechend von 0,21—0,34 und von 0,13 bis 0,26 mm.

Die Ursprungsstelle des vorderen Vas efferens liegt auf ungefähr zwei Drittel der Länge, die des hinteren nahe dem Vorderende des betreffenden Hodens in der ventralen Einschnürung. Das vordere Vas efferens macht vor dem ersten Hoden einen mehr oder weniger (Fig. *M*, ve_1) grossen, nach dorsal gerichteten Bogen und wendet sich schließlich nach der linken Körperhälfte hinüber. Das hintere Vas efferens steigt neben dem linken Darmschenkel auf (Fig. *L*, ve_2). Die Vereinigung beider Kanäle erfolgt vor dem vorderen Hoden in der linken Körperhälfte (Fig. *M*). Das Vas deferens verläuft dorsal vom absteigenden Schenkel des Uterus nach hinten. Die Vesicula seminalis breitet sich hauptsächlich in der hinteren medianen Einschnürung des zweiten Hodens aus und verläuft zwischen den beiden Biegungen, die am Genitalatrium und am hinteren Hoden liegen, ziemlich geradlinig. Der Ductus ejaculatorius zieht

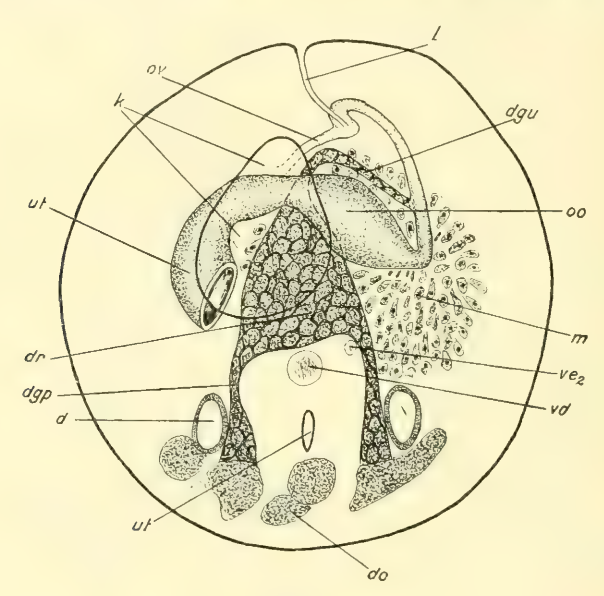


Textfig. *N*.

H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus ridibundus* L. (Kbg. S., Fl. 10 237 Nr. 6). Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Der rechte paarige Dottergang ist fortgelassen. 100 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *O*.

anfänglich zwischen und dann ventral von den beiden andern Windungen.

Weibliche Organe. Im Gegensatz zu den mächtig entwickelten Hoden ist der Keimstock recht klein (Fig. 1, *k*). Er hat rundliche bis querellipsoidische Gestalt und ist 0,077—0,13 mm lang, 0,10—0,17 breit und 0,099—0,12 mm dick. Er liegt vor dem rechten Schenkel



Textfig. *O*.

H. spathaceum (Rud.) Dies., aus *Larus glaucus* Brünn. (Kbg. S., Fl. 10323, Nr. 6.) Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Querschnitten. Der Keimstock ist nur als Umriß angedeutet; der aufsteigende Uterusschenkel ist hinter dem vorderen Hoden abgeschnitten. (Blick vom Vorderende). 150 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *k*, Keimstock; *l*, Laurerscher Kanal; *la*, hinterer lamellöser Rand des Vorderkörpers; *m*, Mehlissches Organ (Schalendrüse); *ov*, Ovidukt; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_2, hinteres Vas efferens.

des vorderen Hodens, und zwar reicht sein linker innerer Rand bis an die Medianebene heran oder noch ein kleines Stück darüber hinaus (Fig. 1, *k*). Entweder findet er sich ziemlich genau auf der Mitte von Ventral- und Dorsalfläche (Fig. *N*, *k*) oder mehr in der Dorsalhälfte (Fig. *O*, *k*).

Die Ursprungsstelle des Ovidukt ist in der hinteren Hälfte, seltener in der Mitte (Fig. *N*, *ov*) der linken der Medianebene zugekehrten Fläche des Keimstocks zu suchen (Fig. *O*, *ov*). Der Gang verläuft dorsal vom linken Hodenschenkel (Fig. *L*) nach hinten und vereinigt sich mit dem

unpaaren Dottergang unmittelbar hinter demselben etwa in der Mitte zwischen Dorsal- und Ventralfläche des Hinterkörpers oder der ersteren etwas genähert (Fig. *N*, *O*, *dgu*). Gleichzeitig tritt er in das Mehlissche Organ ein, das sich größtenteils zwischen den Hoden in der linken Körperhälfte ausbreitet (Fig. 1, *O*, *m*). Das Ootyp ist schräg nach dorsal gerichtet (Fig. *N* und *O*, *oo*). Das Dotterreservoir liegt etwa in der Mitte eines Körperquerschnitts (Fig. *O*, *dr*), die paarigen Dottergänge verlaufen von ventral nach dorsal (Fig. *N*, *O*, *dgp*). Der aufsteigende Uterusschenkel findet sich in der Höhe des vorderen Hodens ventral von dessen linker Hälfte (Fig. *L*, *ut*), in der Region des Keimstocks ziemlich genau in der Längsachse des Körpers (Fig. *N*, *ut*). Die Umkehr nach dem Hinterende erfolgt in der Nähe des Vorderkörpers. Der absteigende Uterusschenkel ist geradlinig (Fig. *C*).

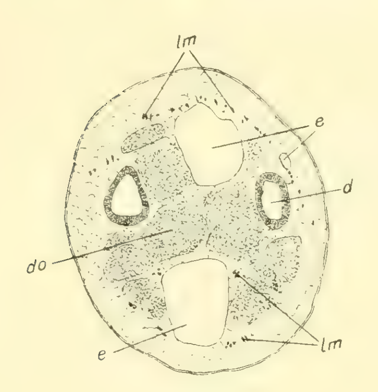
Die Dotterstöcke reichen im Vorderkörper oft nur bis zur vorderen Kante des Haftapparats nach vorn (Fig. 1, *do*), mitunter jedoch bis zum Bauchsaugnapf oder sogar noch weiter. Hier sind sie dann aber schwächer entwickelt. Im vorderen Abschnitt des Hinterkörpers nehmen die Follikel den ganzen Raum ein (Fig. *P*, *do*), hinter der Umbiegungsstelle des Uterus liegen sie nur auf der Ventralfläche. In der zweiten Hälfte des Hinterkörpers ist ihre Verteilung nicht gleichmäßig (Fig. 1, *do*). In der Region der Hoden bedecken sie nur ungefähr das mittelste Drittel der ganzen Ventralfläche, zwischen beiden Organen den größten Teil. Am Hinterende füllen sie wieder fast den ganzen Raum aus.

Die Angaben über die Größe der Eier stimmen bei den verschiedenen Autoren nicht ganz überein. Nach v. Linstow (34) beträgt sie 0,11 mal 0,066 mm, nach Stossich (73) und Olsson (53) 0,1 mal 0,06, für die Varietät aus *Sula* nach Olsson 0,09 mal 0,053 mm. Nach meinen zahlreichen Messungen haben sie eine Länge von 0,108 mm und Breite von 0,063 mm. Abweichungen von diesen Zahlen fand ich nur bei schräger Lage der Eier, die die Messungen sehr erschwerte.

Genitalatrium. Das Genitalatrium liegt ganz nahe dem Hinterende (Fig. *N*, *ga*), und macht sich als eine kleine trichterförmige oder abgestumpft kegelförmige oder auch fast halbkuglige Vertiefung bemerkbar. Ein Genitalkegel ist nicht vorhanden. Ein Querschnitt durch diese Region zeigt halbmondförmige Gestalt. Ziemlich viele dorsoventrale Muskelfasern dürften die Höhlung vertiefen können.

Exkretionsorgane. Im seitlichen Gefäßnetz des Vorderkörpers ist außer den drei für alle Hemistominen charakteristischen Längsstämmen noch meist ein weiteres Paar Längskanäle sichtbar (Fig. 1, *e*). Der mediane Stamm nimmt nur einzelne kleine Endgefäße auf, wird

nach hinten immer umfangreicher (Fig. 1, *e*) und erweitert sich namentlich in der Höhe des Haftapparates sehr stark. Hier tritt er mit dem seitlichen Gefäßnetz mehrfach in Verbindung (Fig. *F*, *e*) und löst sich schließlich in zwei querverlaufende Kanäle auf (Fig. *G*, *e*). Das Zentralgefäß biegt hinter der Haftdrüse in die Körpermitte hinein (Fig. *G*, *e*) und teilt sich in der Höhe der hinteren, frei hervorragenden Lamelle des Vorderkörpers. Der ventrale Teil nimmt die Ausläufer des seitlichen Gefäßnetzes des Vorderkörpers auf und bildet mit dem dorsalen, der sich bald zum Oberflächensystem des Hinterkörpers erweitert, auf der Grenze von den Körperteilen die beiden einzigen, etwa gleich großen Kanäle (Fig. *P*, *e*). Die beiden Uterusgefäße (Fig. *L*, *e*) sind anfänglich oft durch Anastomosen verbunden, die dorsal oder ventral vom Uterus verlaufen. Von der Mitte des vorderen Hodens ab sind sie jedoch schärfer getrennt, da nur etwa zwei kleinere ventrale vorhanden sind. In ihrem ganzen Verlauf stehen sie hin und wieder mit dem Oberflächensystem auf der Ventralfläche durch kleinere Kanäle in Verbindung, in der Höhe der Vesicula auch auf der Dorsalfläche, und zwar ist dies hier öfter der Fall. Sie sind bis zum Hinterende des Körpers zu verfolgen. Das oberflächlich gelegene Netzwerk des Hinterkörpers erstreckt sich nach ventral hauptsächlich bis an die Dotterstöcke heran (Fig. *L*, *e*). In der Höhe des Atriums gehen daraus zwei kleinere seitliche Kanäle hervor, so daß man hier also im ganzen vier bemerkt. Von diesen vereinigen sich die rechten und die linken zu den beiden Endkanälen und diese endlich kurz vor dem Exkretionsporus, der auf der Ventralfläche liegt (Fig. *N*, *ep*).



Textfig. *P*.

H. spathaceum (Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn., (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 6). Querschnitt auf der Grenze von Vorder- und Hinterkörper. Dorsaler und ventraler Teil des Zentralgefäßes. 150 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *lm*, Längsmuskeln.

Wirte.

Im Darm von: *Alca torda* L., Kbg.S., M.S.; *Colymbus cristatus* L., Kbg.S.; *Larus argentatus* Brünn., W.S; *L. canus* L., Kbg.S.; *L. fuscus* L., Kbg.S., M.S.; *L. glaucus* Brünn., Kbg.S.; *L. marinus* L., Kbg.S.; *L. ridibundus* L., Kbg.S.; *Mergus merganser* L., nach Wolffhuegel (80); *Rissa*

tridactyla (L.), Kbg.S.; *Stercorarius cepphus* (Brünn.), nach Lönnberg (39); *St. parasiticus* (L.), Kgb.S.; *Sterna caspia* Pall., W.S.; *Sula bassana* (L.), Kbg.S.; *Urinator arcticus* (L.) nach Lühe (40); *U. imber* (Gunn.), nach Stiles[1]; *U. lumme* (Gunn.), Kbg.S.; nach Wolffhuegel (80) auch in *Ciconia ciconia* (L.). *Buteo buteo* (L.), den v. Linstow (38) als zweifelhaften Wirt dieser Art bezeichnet, gehört tatsächlich nicht hierher, sondern zu *H. attenuatum*.

In Europa und Ägypten gefunden.

2. H. excavatum (Rud.) Dies.
Tafel VI, Fig. 2.

(*Fasciola excavata* Rudolphi 1802, *Distoma excavatum* Rudolphi 1809, *Holostomum excavatum* Nitzsch 1816.)

Geschichte.

Hemistomum excavatum ist im Jahre 1802 zuerst von Rudolphi (60) unter dem Namen *Fasciola excavata* erwähnt. Die etwas unklare Beschreibung trifft einige Hauptmerkmale, jedoch verwechselt der Autor Vorder- und Hinterende; den Eingang ins Genitalatrium beobachtet er, dagegen nicht Mund- und Bauchsaugnapf. Zu erwähnen wäre noch die Bemerkung, daß die Bauchwarze (Haftorgan) »ein- und ausgeschoben ward«. 1809 rechnet Rudolphi (61) diese Art zur Gattung *Distoma* und bringt seinen Irrtum in bezug auf die beiden Körperteile in Richtigkeit. Den Zapfen hält er für den ventralen Porus. Nitzsch (49) reiht *Distoma excavatum* 1816 in die Gattung *Holostomum* ein und gibt außer *Ciconia ciconia* (L.) als neuen Wirt *Cic. nigra* (L.) an. Drei Jahre darauf folgen eine kurze Beschreibung und auch brauchbare Abbildungen von demselben Autor (50). Irrtümlich ist hierin die Auffassung über den äußeren Habitus des Haftzapfens, der aus zwei ungefähr parallel liegenden, getrennten Längswülsten ähnlich wie bei *H. alatum* bestehen soll. Noch in demselben Jahre nennt v. Olfers (52) als neuen Wirt *Nycticorax nycticorax* (L.). Dujardin (23) bietet 1845 nichts Neues, der Bauchsaugnapf soll möglicherweise die männliche Geschlechtsöffnung sein. Diese irrtümliche Behauptung wird von Diesing (20), der die Art zu seinen Hemistomen zählt, als Tatsache hingestellt, den Haftapparat sieht er für die Hoden an. Seitdem ist unsre Kenntnis über das erwachsene *Hemistomum excavatum* nicht weiter gekommen, denn Brandes

[1] W. Stiles und A. Hassall, Index-Catalogue of Medical and Veterinary Zoology. Washington 1902. Die Quelle der Angabe ist mir nicht bekannt.

hat nicht darüber gearbeitet, und die Angaben von LÜHE (40) fußen auf älteren Beschreibungen.

Dagegen sind noch BRAUNS (10 und 11) Berichte über die hypothetische Larvenform hervorzuheben, aus denen folgt, daß dieselbe in *Rana esculenta* lebt. *Codonocephalus mutabilis* ist nach BRAUN ausgeschlossen, da ein Versuch damit negativ ausfiel, LÜHE vermutet sie in *Tylodelphys rachiaeum* Henle.

Der Beschreibung liegen Exemplare aus dem Darm von *Ciconia ciconia* (L.), (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 5) und *Cic. nigra* (L.), (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 5) zugrunde.

Körperform.

Die Länge beträgt nach RUDOLPHI (60) 1,12 mm, nach DIESING (20) ungefähr 3 mm, nach Königsberger Material 1,46 bis 1,8 mm[1]. Der Vorderkörper ist 0,93—1,1 mm lang und beträchtlich, bis fast zweimal größer als der 0,56—0,74 mm lange Hinterkörper. Die Grenze zwischen beiden ist durch eine geringe seitliche Einschnürung gekennzeichnet (Fig. 2), auf der Ventralfläche gehen sie in einander über (Fig. *R*), da ein frei hervorragender Rand des Vorderkörpers wie bei *H. spathaceum* (Fig. *N*, *la*) nicht vorhanden ist. Die Tiere sind entweder gestreckt (Fig. 2), oder die Körperabschnitte sind auf der Dorsalseite etwas gegen einander geneigt oder auch scharf gewinkelt.

Die Umgrenzung des Vorderkörpers ist ungefähr eiförmig (Fig. 2), die Breite beträgt im hinteren Teile 0,6—0,7 mm, im vorderen 0,45—0,50 mm. Der ganze Abschnitt ist, wie schon der Name sagt, ventral ausgehöhlt, meist besonders stark in der ersten Hälfte. Das Vorderende ist ganz charakteristisch gestaltet (Fig. 2). In einer mittleren, halbkugligen Hervorwölbung liegt die vordere Hälfte des Mundsaugnapfes (*ms*), in zwei seitlichen finden sich die Ausmündungsstellen der Kopfdrüsen (*kdr*). Diese beiden Drüsenkomplexe sind hauptsächlich nach ventral und sehr wenig nach den Seiten vorgewulstet, ihr Umriß ist etwa elliptisch, die hintere Partie schräg nach außen gerichtet. Von einer dreilappigen Gestalt des Vorderendes kann man nicht sprechen. Nahe dem Hinterkörper erhebt sich der im Umriß breit elliptische, bis fast kreisförmige Haftzapfen, dessen vordere Kante 0,62—0,83 mm vom Mundsaugnapf entfernt ist. Er hat oft pilzhutförmige Gestalt und ragt dann weit vor, die Basis ist verjüngt; in andern Fällen ist er nicht so deutlich sichtbar und hat in der Mitte eine unregelmäßige oder

[1] Da außer der Länge von den älteren Autoren nichts gemessen ist, beziehen sich alle Maße auf die verhältnismäßig kleinen, von mir untersuchten Tiere.

sternförmige Einstülpung, oder ist auch median flach gefurcht; wieder bei andern Tieren ist er tief eingestülpt oder gefurcht und kaum erkennbar (Fig. 2, *z*). Die Form des Haftapparates ist also sehr mannigfaltig, daraus erklärt sich auch seine stark wechselnde Größe: die Länge beträgt 0,22—0,34, die Breite 0,17—0,30 mm. Der Durchmesser nimmt somit fast die Hälfte der Breite des Vorderkörpers in dieser Region ein. Die Dicke des Vorderkörpers beträgt in der Mitte 0,12—0,17 mm, der vordere Teil ist dünner.

Das beste Kennzeichen der Art ist der kurze, ungefähr kegelförmige Hinterkörper (Fig. *R* und 2). Die größte Breite beträgt in seinem vordersten Abschnitt 0,53—0,62 mm, sie ist also stets geringer als in der zweiten Hälfte des Vorderkörpers. Nahe dem Ende auf der Dorsalfläche führt eine kleine kreisförmige oder elliptische Vertiefung in das Genitalatrium (Fig. *R*, *ga*).

Anatomie.

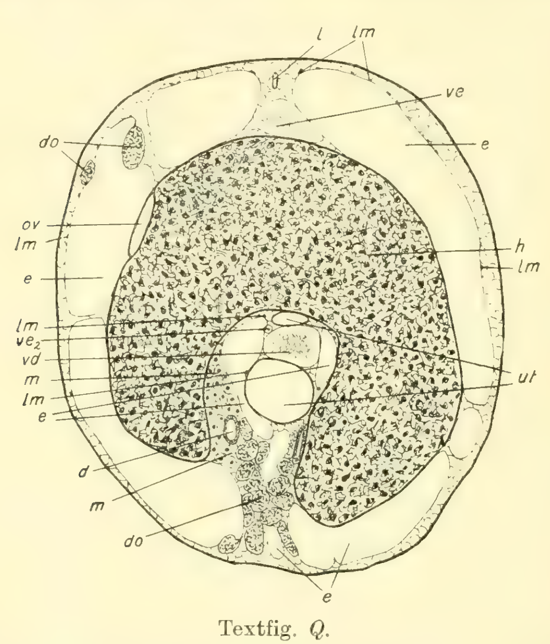
(Die Beschreibung gilt für die Linkslage des Keimstocks und die Rechtslage des MEHLISschen Organs.)

Saugnäpfe und Darm. Der kuglige Mundsaugnapf ist 0,083 bis 0,097 mm groß. Der Bauchsaugnapf hat fast kreisförmige oder meist querelliptische Umgrenzung und ist entweder vorgewölbt oder zurückgezogen. Die Länge beträgt 0,056—0,086, die Breite 0,086—0,099 mm, die Entfernung vom Vorderende 0,47—0,58 mm, er liegt somit ziemlich genau auf der Mitte des Vorderkörpers (Fig. 2, *s*).

Der ellipsoidische Pharynx ist stets kleiner als der Mundsaugnapf, die Länge schwankt zwischen 0,063 und 0,081 mm, die Breite zwischen 0,047 und 0,056 mm; der Oesophagus ist 0,045—0,061 mm lang. Die Darmschenkel sind 0,014—0,036, stellenweise sogar bis 0,055 mm dick. Bis zum Haftapparat verlaufen sie ziemlich parallel (Fig. 2, *d*) in einer Entfernung von ungefähr 0,09 mm, in der Höhe des Zapfens gehen sie bis auf 0,13—0,15 mm auseinander. Auf der Grenze von Vorder- und Hinterkörper ziehen sie fast in einer Transversalebene von dorsal nach ventral. Im Hinterkörper sind sie nahe beieinander auf der Innenfläche der Hodenschenkel zu finden (Fig. *Q*, *d*). Durch diese wird ihr Abstand hauptsächlich bedingt, der bei den einzelnen Tieren jedoch sehr stark variiert, nämlich von 0,018—0,11 mm. In der Region der Vesicula seminalis ist ihre Entfernung 0,11—0,14 mm.

Männliche Organe. Die männlichen Geschlechtsorgane nehmen die Hauptmasse des Hinterkörpers ein. Denke ich mir diesen Abschnitt in drei Teile geteilt, so liegt etwa im ersten und zweiten Drittel je ein

Hoden (Fig. 2, *h*) und im letzten die Vesicula seminalis. Beide Hoden sind nicht ganz so breit wie die betreffende Körperregion, hufeisenförmig und glatt, besonders bemerkenswert ist, daß sich die Schenkel oft sehr nähern (Fig. *Q*, *h*). In der Medianebene ist der erste Hoden in der vorderen und hinteren Fläche, der andre namentlich in der hinteren stark eingeschnürt (Fig. 2, *h*). Im Totalpräparat bildet jeder auf der Ventralfläche zwei rundliche, ellipsoidische oder auch unregel-



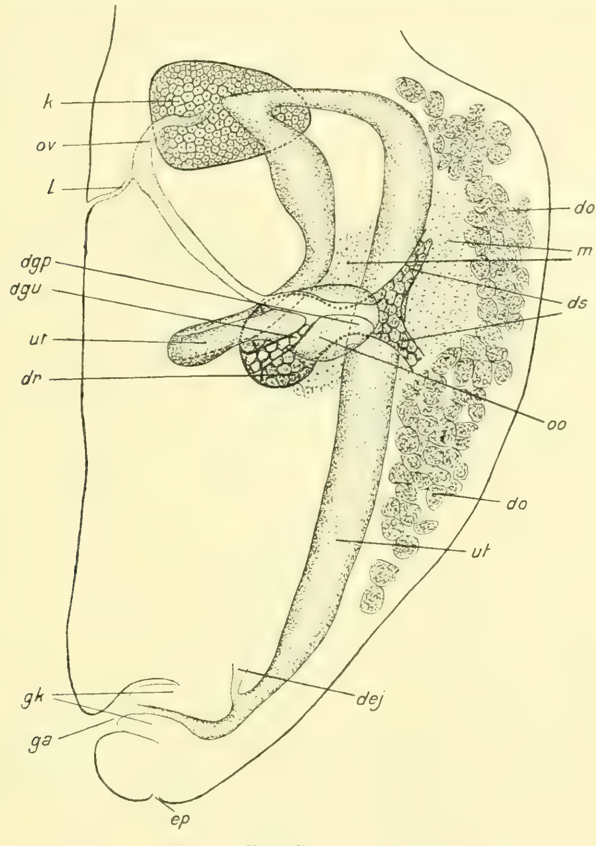
Textfig. *Q*.

H. excavatum **(Rud.) Dies. aus** ***Ciconia ciconia*** **(L.), (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 5).** Querschnitt durch die Mitte des vorderen Hodens (Blick vom Vorderende). 160 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *l*, LAURERscher Kanal; *lm*, Längsmuskeln; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; *ve*, vorderes oder hinteres Vas efferens; ve_2, hinteres Vas efferens.

mäßig geformte Ballen, deren dorsale Verbindung nicht so deutlich ist, (Fig. 2, *h*). Der erste Hoden ist stets etwas breiter als der zweite, der wiederum den ersten an Länge übertrifft. Der Grund dafür ist in der kegelförmigen Gestalt des Hinterkörpers zu suchen. Der vordere Hoden ist 0,15—0,21 mm lang, 0,36—0,47 breit und 0,31—0,41 dick, der hintere 0,21—0,27 lang, 0,27—0,40 breit und 0,27—0,36 mm dick.

Die Ursprungsstelle der Vasa efferentia liegt in der medianen ventralen Furche der Hoden, und zwar beim zweiten am Vorderende des Organs, beim ersten etwas weiter nach hinten. Abweichend von den meisten Species ist hier der Verlauf des hinteren Vas efferens, das parallel

zum Vas deferens in der hufeisenförmigen Krümmung des vorderen Hodens, also in der Nähe der Längsachse des Körpers, nach vorn zieht (Fig. *Q*, ve_2). Den Verlauf der Vasa efferentia vor dem vorderen Hoden habe ich nicht ganz verfolgen können, doch dürfte er ähnlich wie bei *H. spathaceum* sein. Eine Windung der männlichen Leitungswege reicht

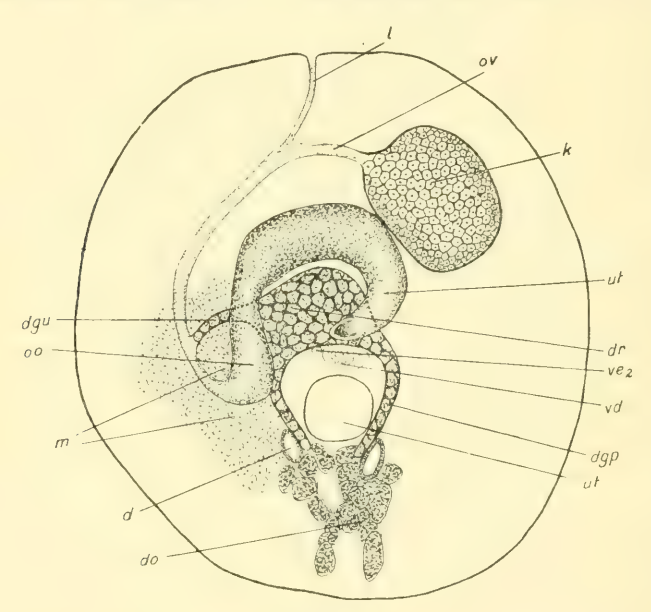


Textfig. *R*.

H. excavatum (Rud.) Dies. aus *Ciconia ciconia* (L.), (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 5). Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Der linke paarige Dottergang ist fortgelassen. 150 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *S*.

dorsal ungefähr bis zur Mitte des vorderen Hodens nach hinten, in Fig. *Q*(*ve*) ist dieser Abschnitt getroffen. Das Vas deferens (*vd*) verläuft dorsal vom absteigenden Uterusschenkel nach hinten. Der Ductus ejaculatorius liegt von allen Windungen der Vesicula am weitesten dorsal. Im letzten Teil des Ductus sind in dessen Umgebung einige differenzierte Zellen vorhanden (die vielleicht Prostatadrüsen sein dürften).

Weibliche Organe. Der kleine Keimstock liegt hart auf der Grenze von Vorder- und Hinterkörper ganz in der linken Körperhälfte (Fig. *S*, 2, *k*) dorsal von dem betreffenden Hodenschenkel, durch welchen er infolgedessen bei Ventralansicht in der Regel etwas verdeckt wird. Seine Gestalt ist im großen und ganzen rundlich. Ein Querschnitt zeigt bald annähernd kreisförmige Gestalt, bald mehr elliptische (Fig. *S*, *k*), ein Sagittalschnitt ungefähr eiförmige (Fig. *R*., *k*). Die Länge beträgt 0,10—0,13 mm, die Breite 0,11—0,18, endlich die Dicke 0,11—0,15 mm.



Textfig. *S*.

H. excavatum (Rud.) Dies. aus *Ciconia ciconia* (L.), Kbg. S., Fl. 10323 Nr. 5). Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Querschnitten. Der aufsteigende Uterusschenkel ist hinter dem vorderen Hoden abgeschnitten. (Blick vom Vorderende.) 150 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ds*, Dottersammelgänge; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel; *k*, Keimstock; *l*, LAURERscher Kanal; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_2, hinteres Vas efferens.

Der Oviduct entspringt etwa in der Mitte des Keimstocks auf seiner rechten, der Medianebene zugekehrten Fläche (Fig. *R*, *S*, *ov*). In der Höhe des vorderen Hodens ist er seitlich von dessen rechtem Schenkel zu finden (Fig. *Q*, *ov*). Noch bevor er an demselben vorbeigekommen ist, mündet der unpaare Dottergang in ihn ein (Fig. *R*, *S*, *dgu*). Das Ootyp zieht aus der ventralen Körperhälfte nach dorsal (Fig. *S*, *oo*). Das MEHLISsche Organ liegt hauptsächlich in der Ventralhälfte des Körpers (Fig. *R*, *S*, *m*) zwischen den rechten Hodenschenkeln.

Ein schmaler Zellstreifen reicht jedoch neben dem rechten Darmschenkel bis zur Mitte des vorderen Hodens nach vorn (Fig. *Q*, *m*). Das Dotterreservoir breitet sich um die Mitte des Körperquerschnitts aus (Fig. *S*, *dr*). Die paarigen Dottergänge laufen nahe beieinander von ventral nach dorsal (*dgp*). Auf Sagittalschnitten konnte ich bemerken, daß jeder aus zwei Sammelröhren (Fig. *R*, *ds*) hervorgeht, welche die Dotterzellen von vorn und hinten herbeileiten. Der aufsteigende Uterusschenkel verläuft etwa in der Längsachse des Körpers ventral vom vorderen Hoden und parallel zum hinteren Vas efferens und dem Vas deferens (Fig. *Q*, *ut*). Bei einem Querschnitt durch den vorderen Hoden findet man also in der Krümmung des Hufeisens vier Gänge: in der Mitte den aufsteigenden Uterusschenkel (*ut*), am weitesten ventral den absteigenden (*ut*), zwischen beiden das hintere Vas efferens (ve_2) und das Vas deferens (*vd*). In der Gegend des Keimstocks ist der Uterus in der Medianebene mehr nach dorsal verlagert (Fig. *R*, *ut*). Die Umbiegung nach dem Hinterende erfolgt an der Grenze von Vorder- und Hinterkörper (Fig. *R*). Der absteigende Uterusschenkel ist geradlinig.



Textfig. *T*.

H. excavatum (Rud.) Dies. aus *Ciconia nigra* (L.), (Kbg. S., Fl. 10323 Nr. 5, 1. X. 1897). Medianschnitt durch das hintere Körperende. Aus drei Schnitten kombiniert. (Stark maceriert.) 225 : 1. KRAUSE gez. *c*, Cuticula; *dej*, Ductus ejaculatorius; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel; *ut*, Uterus; *vs*, Vesicula seminalis.

Die Dotterstöcke finden sich hauptsächlich im Vorderkörper (Fig. 2, *do*), wo sie weit über den Bauchsaugnapf (*s*) nach vorn reichen. Am stärksten ist ihre Entfaltung auf der Grenze zwischen beiden Körperteilen und im letzten Teile des Vorderkörpers. Im Hinterkörper ist ihre Ausbreitung recht charakteristisch, da sie hier in der Ventralfläche nur einen schmalen medianen Streifen bilden, der jedoch zwischen beiden Hoden etwas mehr in die Breite entwickelt ist. In der Höhe der Vesicula seminalis sind sie nochmals stärker angehäuft. Sie füllen hier entweder die ganze Ventralfläche aus, oder sind zu zwei seitlichen Klumpen zusammengeballt.

Die Eier sind 0,094 mm lang und 0,058 mm breit.

Genitalatrium. Das Genitalatrium macht sich auf der dor-

salen Oberfläche nahe dem Hinterende als kleine, im Frontalschnitt querelliptische oder grubenartige Vertiefung bemerkbar (Fig. *R* und *T*, *ga*). Die Höhlung ist fast ganz von dem kegelförmigen Genitalkegel (*gk*) ausgefüllt, der vermutlich vorgestülpt werden kann. Das Parenchym ist sehr engmaschig; andre Besonderheiten, wie z. B. eine kräftige Muskulatur, habe ich nicht erkennen können (schlecht erhalten).

Exkretionsorgane. Der mediane Stamm des Vorderkörpers (Fig. 2, *e*) bleibt bis zur Auflösung in zwei quer verlaufende Äste unverzweigt. Das seitliche Netzwerk des Vorderkörpers setzt sich direkt in das Oberflächensystem des Hinterkörpers fort, das sehr weit nach ventral reicht (Fig. *Q*, *e*). Dieses steht an einzelnen Stellen mit dem Zentralgefäß in Verbindung, das noch hinter der Umbiegungsstelle des Uterus ungeteilt ist und nur eine Anastomose nach dorsal zum Oberflächensystem sendet. Zwischen diesem und den Uterusgefäßen sind ebenfalls Anastomosen vorhanden (Fig. *Q*). Der Exkretionsporus liegt am Hinterende auf der Ventralfläche (Fig. *R*, *ep*).

Wirte.

Im Darm von: *Ciconia ciconia* (L.), Kbg.S.; *Cic. nigra* (L.), Kbg.S.; *Colymbus cristatus* L., Kbg. S. (in Bartenstein-Ostpreußen von Dietz gesammelt); *Nycticorax nycticorax* (L.), Kbg.S. Eine Flasche der B.S. war mit *Hemistomum spathula* (Crepl.), Dies. aus *Mergus merganser* L. etikettiert; es befanden sich nur zwei stark macerierte Exemplare darin, von denen ich das eine als *H. excavatum* feststellte. Auch *Buteo buteo* (L.) kommt als Wirt in Frage, denn in einer Flasche aus der Kbg.S. waren viele jugendliche Tiere unsrer Art. Das Material ist von Lühe aus dem Königsberger Tiergarten gesammelt, von Muehling (47) jedoch irrtümlicherweise als *H. spathula* bestimmt.

Nur in Europa gefunden.

3. H. confusum n. sp.

Taf. VI, Fig. 3.

(*Hemistomum trilobum* Brandes 1888 nec Diesing 1850.)

Geschichte.

Unter dem Namen *Hemistomum trilobum* Dies. ist diese Art bei Brandes (6, 7) aufgeführt; der Wirt ist *Pelecanus onocrotalus* L. Aus der vollkommen ungenügenden Beschreibung — sie ist zwei Zeilen lang — folgt jedoch, daß Brandes das *H. trilobum* Dies. verkannt hat, denn wie sollte dieses dem *H. spathaceum* »sehr ähnlich« sein? Diese Verwechslung wird schon von Lühe (40) vermutet und ist nur dadurch

erklärlich, daß BRANDES die Arbeit WEDLS (76), obwohl sie in seinem Literaturverzeichnis aufgeführt ist, übergangen hat. Denn in dieser finden sich außer einer leidlich brauchbaren Beschreibung auch ganz gute Figuren von *H. trilobum* Dies.

Als Name des so verkannten Trematoden schlage ich *H. confusum* vor.

Die Erhaltung des Materials war sehr schlecht, so daß histologische Einzelheiten kaum berücksichtigt werden konnten.

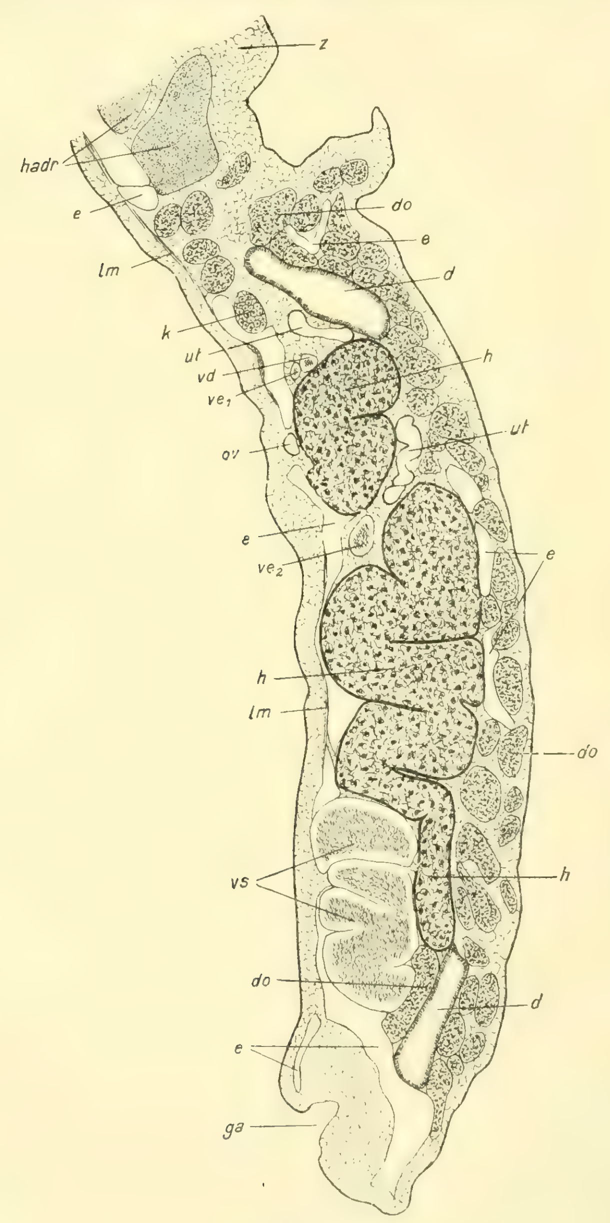
Der Beschreibung sowie den Zeichnungen liegen Exemplare aus der W.S. zugrunde, die von KOLLAR aus dem Darm von *Pelecanus onocrotalus* L. gesammelt sind.

Körperform.

Die Länge beträgt nach BRANDES 3—4, nach meinen Messungen nur 1,8—3,0 mm. Der Vorderkörper ist 1,1—1,8 mm lang und bis 0,64 mm breit, der Hinterkörper 0,67—1,2 mm lang und 0,23—0,29 breit. Daraus folgt, daß der vordere Teil stets länger und ungefähr doppelt so breit als der hintere ist (Fig. 3). Die Tiere sind meist gestreckt, selten ist das Hinterende noch dorsal zurückgebogen. Beide Körperabschnitte sind scharf von einander getrennt, häufig ist zwischen ihnen eine geringe Einschnürung vorhanden (Fig. 3).

Der Vorderkörper gleicht einer ziemlich langgestreckt elliptischen Schaufel, welcher der dünne Hinterkörper gewissermaßen als Stiel ansitzt (Fig. 3). Der ganze Abschnitt ist stark lamellös und etwa 0,08 bis 0,09 mm dick. Die Ränder sind im hinteren Teil stets mehr oder weniger ventralwärts gekrümmt, im vorderen oft nur streckenweise, so daß sie ein wellenförmiges Aussehen erhalten, oft sind sie hier auch ausgebreitet. Da das von mir der Abbildung (Fig. 3) zugrunde gelegte *H. confusum* starke Faltungen in der Längsrichtung aufwies, habe ich den Vorderkörper nach einem andern Tier so schematisiert, wie er wohl bei gut erhaltenem Material aussehen würde. Das Vorderende läßt drei charakteristische Lappen erkennen. Im mittleren größten liegen der kleine Mundsaugnapf (*ms*) und Pharynx (*ph*) und jederseits von ihnen der mächtig entwickelte Kopfdrüsenkomplex (*kdr*). Dieser zeigt eine Länge von 0,12—0,155 und Breite von 0,062—0,071 mm und reicht bis zum Ende des Pharynx nach hinten, die Lage ist im letzten Teil schräg nach außen. Die beiden seitlichen Lappen sind bedeutend kleiner und ragen etwa bis zur Mitte des Pharynx nach vorn. Im hintersten ventralen Teil des Vorderkörpers ragt der Haftzapfen (*z*) hervor, der fast kreisförmigen Umriß hat und median mehr oder weniger tief gefurcht ist. Die Länge des Haftapparates beträgt 0,29—0,33 mm.

die Breite 0,27—0,29, diese letztere ist somit gleich der des Hinterkörpers. Die Dicke des Körpers mit Zapfen erreicht 0,19 mm.



Textfig. *U*.

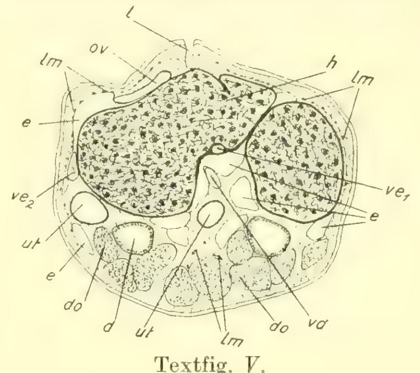
H. confusum n. sp. Sagittalschnitt durch die rechten Hodenschenkel. Das großkernige Gewebe am Genitalatrium ist nicht angedeutet. 150 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *W*.

Der dünne Hinterkörper ist ungefähr zylindrisch (Fig. X, 3), im hinteren Teil stets etwas verjüngt. Das Genitalatrium liegt am Hinterende auf der Dorsalfläche (Fig. *X*, *ga*).

Anatomie.

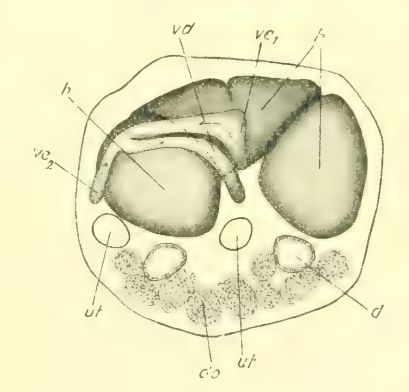
(Die Beschreibung gilt für die Rechtslage des Mehlisschen Organs.)

Saugnäpfe und Darm. Der Mundsaugnapf ist ungefähr kuglig und hat einen Durchmesser von 0,063—0,081 mm. Der Bauchsaugnapf (Fig. 3, *s*) liegt kurz vor oder ein Stück hinter der Mitte des Vorderkörpers, er ist 0,039—0,049 mm lang und 0,063—0,072 mm breit. Der Pharynx hat eine Länge von 0,079—0,99 mm und eine Breite von 0,036—0,045 mm; er ist somit stets etwas länger als der Mundsaugnapf. Der Oesophagus ist 0,036—0,045 mm lang (Fig. 3, *oe*). Der Abstand der Darmschenkel (*d*) beträgt bis zum Haftzapfen 0,19—0,21 mm, ihr Durchmesser schwankt zwischen 0,018—0,025 mm. Im ersten Teil des Haftapparates rücken die Schenkel bis 0,030 mm aneinander und gleichzeitig mehr nach ventral, bis sie schließlich im Zapfen zu liegen kommen. In dessen hinterem Teil biegen sie wieder in die Lamelle zurück, ihr Abstand beträgt hier etwa 0,15 mm. Im Hinterkörper liegen sie ventral von den Hodenschenkeln (Fig. *V*, *d*), ihre Entfernung voneinander beträgt 0,13—0,19 mm, ihre Dicke erreicht 0,058 mm.



Textfig. *V*.

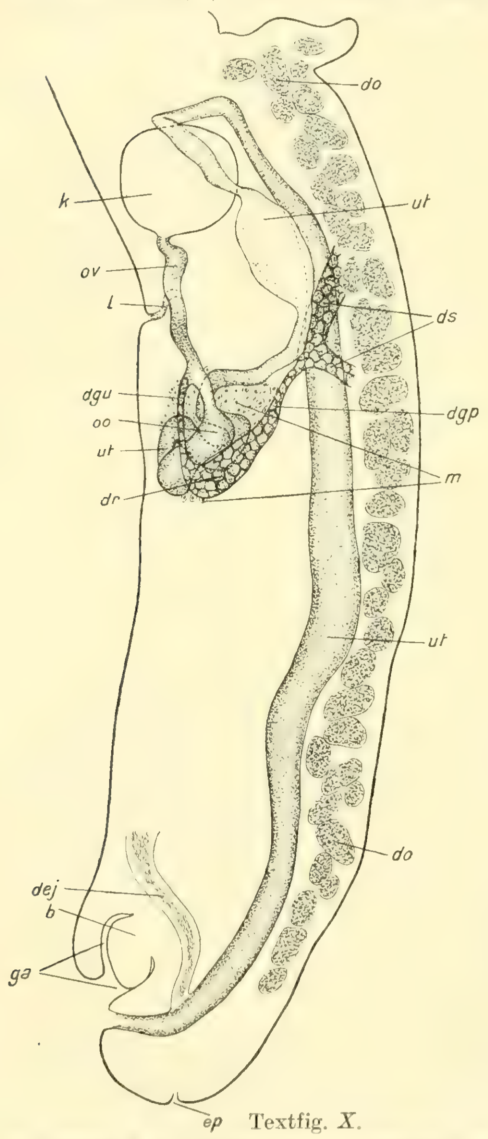
H. confusum n. sp. Querschnitt durch die Mitte des vorderen Hodens kurz vor dem Ursprung seines Vas efferens. Gleichzeitig ist die Ausmündung des Laurerschen Kanals getroffen. (Etwas geschrumpft; Blick vom Vorderende.) 150 : 1. Krause gez.



Textfig. *W*.

H. confusum n. sp. Rekonstruktion des Verlaufs der männlichen Leitungswege vor dem vorderen Hoden, aus Querschnitten. (Blick vom Vorderende.) 150 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *ga*, Genitalatrium; *h*, Hoden; *hadr*, Haftapparatdrüse; *k*, Keimstock; *l*, Laurerscher Kanal; *lm*, Längsmuskeln; *ov*, Oviduct; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_1 und ve_2, Vasa efferentia; *vs*, Vesicula seminalis; *z*, Zapfen.

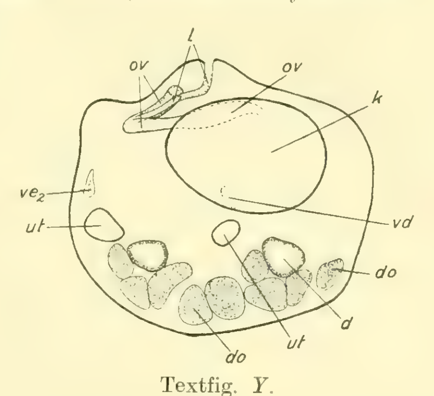
Männliche Organe. Die männlichen Geschlechtsorgane nehmen den größeren Teil des Hinterkörpers ein. In den beiden ersten Dritteln (Fig. *U*, *h*) liegen hauptsächlich die großen Hoden, im letzten die Vesicula seminalis (*vs*). Der vordere Hoden erstreckt sich nach vorn bis in die Nähe des Vorderkörpers, nach hinten bis ins zweite Drittel des Hinterkörpers. In diesem liegt hauptsächlich der hintere Hoden, der noch ziemlich weit mit zwei schmalen Zipfeln ins letzte Drittel (Fig. *U*,*h*) hineinragt. Bei einem Querschnitt durch ihre Mitte zeigen beide eine ventralwärts offene Hufeisenform (Fig. *V*, *h*). Die Schenkel sind jedoch als besonderes Charakteristikum gelappt und sehr in die Länge entwickelt (Fig. *U*). Die Hoden erhalten dadurch fast die Form von ventralwärts zusammengebogenen Hanteln (Fig. *W*, *h*). Die Hufeisenform tritt nur auf wenigen Querschnitten hervor, da der mediane Teil verhältnismäßig kurz ist. Dieser liegt beim vorderen Hoden etwas mehr nach hinten, so daß sich die gelappten Ballen der Hantel hauptsächlich nach vorn erstrecken, beim hinteren ungefähr in der Mitte. Der rechte Schenkel des vorderen Hodens erstreckt sich weniger weit nach



Textfig. *X*.

H. confusum n. sp. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Der linke paarige Dottergang ist fortgelassen. 150 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. *Z*.

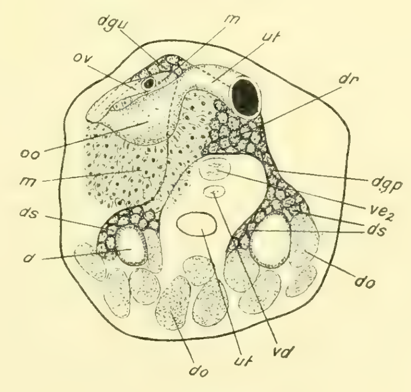
hinten als der linke, da hier das MEHLISsche Organ liegt. Wie schon oben erwähnt, ragen zwei seitliche schmale Zipfel des hinteren Hodens ins letzte Körperdrittel hinein, sie liegen ziemlich symmetrisch in der Mitte von Ventral- und Dorsalfläche des Hinterkörpers oder mehr der letzteren genähert (Fig. *U*, *h*). Die Breite beider Hoden beträgt etwa 0,26 mm, die Länge der Schenkel beim ersten 0,17—0,23, beim zweiten 0,36—0,43 mm, wobei etwa ein Drittel auf die hinteren Zipfel fällt; der dorsoventrale Durchmesser ist etwa 0,17 mm groß. Ein Medianschnitt durch die Mitte des Griffes der Hanteln zeigt die ungefähre Gestalt von Ellipsen, deren dorsoventraler Durchmesser etwa 0,08 und deren Längendurchmesser etwa 0,09 mm ist.



Textfig. *Y*.

H. confusum n. sp. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Querschnitten, 1. Hälfte. Der Oviduct ist in der Höhe der Ausmündung des LAURERschen Kanals abgeschnitten. (Das Tier war geschrumpft.) KRAUSE gez.

Die Ursprungsstelle des vorderen Vas efferens liegt ventral etwa in der Mitte der dorsalen Verbindung der Schenkel (Fig. *W*, ve_1), die des zweiten etwas weiter nach hinten. Letzteres verläuft anfänglich in der Längsachse des Körpers nach vorn (Fig. *Z*, ve_2) und biegt dann zur rechten Körperseite hinüber. Bei einem Querschnitt durch den vorderen Hoden ist es seitlich von diesem und dorsal vom aufsteigenden Uterusschenkel zu finden (Fig. *V*, ve_2). Die Vereinigung zum Vas deferens erfolgt in der rechten Körperhälfte (Fig. *W*, ve_1, ve_2, *vd*). Ein Querschnitt durch die Vesicula zeigt

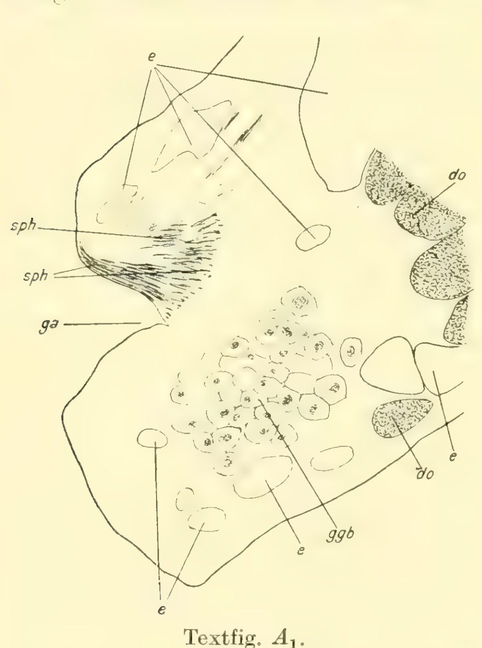


Textfig. *Z*.

Fortsetzung von Textfig. *Y*, 2. Hälfte. Das Lumen des durchschnittenen Oviducts ist schwarz gezeichnet. Der aufsteigende Uterusschenkel ist dicht vor dem Dotterreservoir abgeschnitten. (Blick vom Vorderende.) 150 : 1. KRAUSE gez.
b, Bulbus im Genitalatrium; *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ds*, Dottersammelgänge; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *k*, Keimstock; *l*, LAURERscher Kanal; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_2, hinteres Vas efferens.

oft drei quergetroffene Kanäle, von denen der dorsale der Ductus ejaculatorius ist.

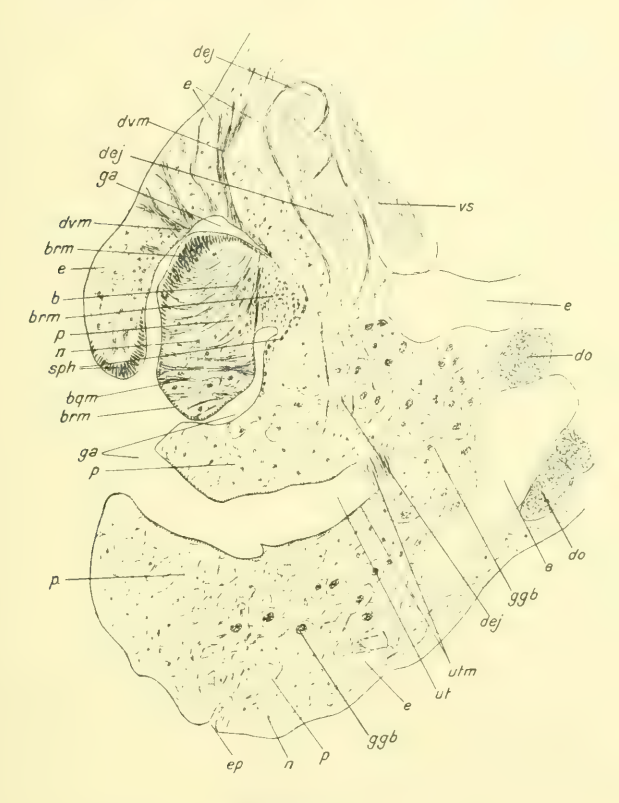
Weibliche Organe. Der kleine querellipsoidische Keimstock liegt im vordersten Teile des Hinterkörpers ganz in der Dorsalhälfte (Fig. *X*, *k*), und zwar ein wenig nach links (Fig. *Y*, *k*). Die Breite beträgt etwa 0,14 mm, Länge und Dicke ungefähr 0,11 mm. Die Ursprungsstelle des Oviducts findet sich auf seiner Dorsalfläche im hinteren Teil ungefähr in der Medianebene des Ovars (Fig. *X*, *Y*, *ov*). Der Gang verläuft zunächst ein kleines Stück nach dem Hinterende, biegt dann kurz nach rechts um und zieht geradlinig transversal zur rechten Körperseite hinüber (Fig. *Y*, *ov*). Hier nimmt er den Laurerschen Kanal auf (*l*) und macht nochmals einen Bogen, der die Medianebene jedoch nicht erreicht (diese Windung ist in den Figuren *Y* und *Z* durchschnitten, so daß in jeder eine Hälfte liegt). Der ganze Verlauf des Oviducts gleicht einer dorsoventral zusammengedrückten Schraubenlinie, die dicht auf der Dorsalfläche des rechten Hodenschenkels liegt (Fig. *V*, *ov*). In dem Raum zwischen den Hoden nimmt er den unpaaren Dottergang auf (Fig. *X*, *dgu*) und tritt ins Mehlissche Organ ein, das sich fast ganz in der rechten dorsalen Körperhälfte ausdehnt (Fig. *X*, *Z*, *m*). Das Dotterreservoir liegt in der dorsalen Körperhälfte ziemlich symmetrisch (Fig. *Z*, *dr*). Das Ootyp ist etwas schräge nach dem Hinterende und nach dorsal gerichtet (Fig. *X*, *Z*, *oo*). Die paarigen Dottergänge (*dgp*) ziehen von ventral nach dorsal und erhalten jeder zwei Zufuhrkanäle (Fig. *X*, *ds*), die den Darmschenkel der betreffenden Seite umklammern, und sich dorsal von ihnen vereinigen (Fig. *Z*, *ds*). Die inneren Sammelröhren schaffen die Dotterzellen



Textfig. A_1.

H. confusum n. sp. Sagittalschnitt durch die seitliche Wandung (Sphincter) des Genitalatriums. (Das Parenchym ist nicht mitgezeichnet.) 333 : 1. Krause gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. B_1.

aus dem vorderen Körperabschnitt herbei, die äußeren aus dem hinteren. Der aufsteigende Uterusschenkel verläuft in der Höhe des vorderen Hodens ventral von dessen rechtem Schenkel (Fig. *V*, *ut*) und biegt in einem großen Bogen, der sich vor dem Keimstock auf der Grenze von Vorder- und Hinterkörper findet, nach hinten um (Fig. *X*, *ut*). Der absteigende Uterusschenkel ist geradlinig und in seinem letzten Teil etwas nach dorsal gerichtet.



Textfig. B_1.

H. confusum n. sp. Medianschnitt durch das Genitalatrium. (Das stark macerierte Parenchym ist mitgezeichnet.) 333 : 1. KRAUSE gez. *b*, Bulbus im Genitalatrium; *bqm*, Quermuskeln des Bulbus; *brm*, Ringmuskeln des Bulbus; *dej*, Ductus ejaculatorius; *do*, Dotterstockfollikel; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *ggb*, großkerniges Gewebe; *n*, Kern; *p*, Parenchym; *sph*, Sphincter; *ut*, Uterus; *utm*, Uterusmuskeln; *vs*, Vesicula seminalis.

Die Verteilung der Dotterstöcke ist aus Fig. 3 (*do*) ersichtlich. Ihre Hauptmasse liegt auf der Ventralfläche des Hinterkörpers, die vollständig von ihnen bedeckt ist (Fig. *V*, *do*). Im Vorderkörper reichen

sie bis zum Bauchsaugnapf nach vorn, doch sind sie zwischen diesem und dem Haftzapfen anscheinend schwächer entwickelt.

Die Eier sind 0,0954 mm lang und 0,058 breit.

Genitalatrium. Die Genitalöffnung liegt am hinteren dorsalen Rand des eigentümlichen und recht kompliziert gebauten Genitalatriums (Fig. *X*, B_1, *ga*). Dieses stellt einen schrägliegenden, plattkugelförmigen Hohlraum dar, der fast ganz von einem ähnlich geformten Bulbus (*b*) ausgefüllt wird. Dieser ist an der ventralen Wandung des Atriums in seinem dorsalen Teil oder auch in seiner Mitte befestigt; im letzten Fall hat er pilzhutförmige Gestalt. Alle Teile sind stark muskulös. Von der dorsalen Körperwandung treten starke Muskelbündel an den Hohlraum heran (Fig. B_1. *dvm*), pinseln hier auf und müssen diesen bei ihrer Kontraktion vergrößern. Ganz besonders kräftig ist ein Sphincter (*sph*) entwickelt, der die Eingangsöffnung verschließen kann. Seine Muskelbündel sind in einem Medianschnitt (Fig. B_1) dicht zusammengedrängt im hintersten Teil der Körperwandung zu finden, die dorsal vom Atriumeingang liegt. Von hier strahlen die Fasern um die Höhlung herum nach ventral und nach der Ansatzstelle des Bulbus aus (Fig. A_1, *sph*). Dieser ist ebenfalls stark muskulös. Unter seiner Oberfläche (Fig. B_1) sind im Medianschnitt besonders in seinem dorsalen Teil viele quergetroffene Fasern (*brm*) erkennbar, die ihn ringförmig und vielleicht auch in diagonaler Richtung umgeben dürften. Andre Bündel durchziehen sein Inneres hauptsächlich in querer, fast dorsoventraler Richtung und pinseln an den Ansatzstellen auf (*bqm*). Ihre Kontraktion muß im Verein mit jener sehr kräftigen Oberflächenmuskulatur (*brm*) eine Verringerung seines Volumens bewirken.

Dies sonderbar gestaltete Atrium wird zweifellos bei der Begattung eine Rolle spielen. Welcher Art die Funktion ist, kann man jedoch nur vermuten. Wahrscheinlich wird sie saugnapfähnlich sein, da die verschiedenen Muskelsysteme darauf schließen lassen, daß der leere Raum (*ga*) vergrößert und verkleinert werden kann.

Exkretionsorgane. Die Exkretionsorgane waren stellenweise nicht zu verfolgen. Besonderheiten sind, soweit meine Beobachtungen reichen, nur insofern vorhanden, als die Zahl der Uterusgefäße vermehrt zu sein scheint (Fig. *V*, *e*), und das Oberflächensystem des Hinterkörpers nicht sehr stark entwickelt ist. Der Exkretionsporus liegt am Hinterende auf der Ventralfläche (Fig. *X*, *ep*).

Wirte.

Im Darm von *Pelecanus onocrotalus* L. in Österreich gesammelt, W. S.

4. H. attenuatum v. Linstow 1906.

(*Holostomum spatula* e p. Creplin 1829, *Hemistomum spathula* e p. Diesing 1850, *Conchosoma spathula* e p. Stossich 1898.)

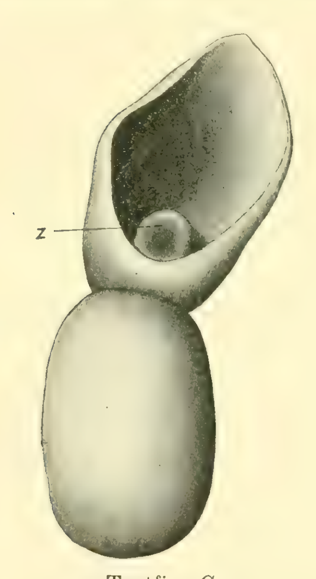
Geschichte.

Diese Art hat bis heute mit Unrecht den Namen *Hemistomum spathula* Dies. getragen. Um dies erklären zu können, muß ich bis auf Bremser (12) zurückgreifen. Dieser Autor bildet aus *Asio otus* (L.) als *Amphistoma macrocephalum* Rud. ([12], Taf. VIII, Fig. 17—22) eine typische Holostomen- und eine Hemistomenspecies ab. Creplin (16) erkennt den Irrtum von Bremser und stellt die Hemistomenart als neue Species unter der Bezeichnung *Holostomum spatula* auf. Neue Wirte sind nach dem Autor *Accipiter nisus* (L.) und *Buteo buteo* (L.), deren Würmer miteinander übereinstimmen sollen. Tatsächlich jedoch sind es zwei Arten, denn die Tiere aus *Asio otus* und *Accipiter nisus* sind das *H. spathula* dieser Arbeit, die aus *Buteo* unser *H. attenuatum.* Auf eine Differenz im Habitus macht Creplin aufmerksam, ohne daraus weitere Schlüsse zu ziehen: der Vorderkörper ist bei den Würmern aus *Accipiter* viel länger als der Hinterkörper, bei denen aus *Buteo* dagegen annähernd gleich diesem. Zwei Jahre darauf, 1831, liefert Mehlis (43) einen sehr wertvollen Beitrag zur Kenntnis beider Species. Außer einer ziemlich guten Körperbeschreibung, die auf beide Arten paßt, hebt der Autor zum Schluß in treffender, präziser Weise die Hauptunterschiede hervor. Doch wagt Mehlis noch keine Trennung, denn er sagt darüber: »Es wäre möglich, daß in den Raubvögeln verschiedene Arten dieser Holostomengruppe vorkämen; ich wage jedoch keine Trennung zu machen, so lange sie nicht aus mehreren Falken mit Sorgfalt beobachtet sind und zahlreiche Beobachtungen die Beständigkeit der Differenzen dartun«. Der Autor hat außerdem den Darmtractus und die Hoden erkannt, den Bauchsaugnapf hat er jedoch nicht gefunden. Dujardin (23) und Diesing (20) reihen die Wirte unsres *H. attenuatum* unter denen von *H. spathula* auf, das von letzterem zur Gattung *Hemistomum* gezählt wird.

Brandes führt die von Creplin und Mehlis angebahnte Teilung des *H. spathula* Dies. aus. Seine erste Art ist die neue Species *Diplostomum spathula* Brandes aus *Astur palumbarius*, die zweite *H. spathula* Dies. aus *Buteo buteo* (L.) und *Syrnium aluco* (L.). Die neue Art ist nichts andres als das *Amphistoma macrocephalum* von Bremser ([12], Taf. VIII, Fig. 17 und 20) oder *H. spathula* (Crepl.), die zweite die von diesem ab-

weichend gebaute Species, unser *H. attenuatum.* Daraus ergibt sich, daß die von BRANDES ausgeführte Trennung gänzlich verfehlt ist, eine alte Art ist als neue und eine neue als alte hingestellt worden. Die Beschreibung des *H. spathula* Dies. in der Arbeit dieses Autors ist als sehr dürftig zu bezeichnen.

Im Jahre 1898 reiht STOSSICH (73) *Buteo buteo* als Wirt seines *Conchosoma spathula* auf, dieser Name ist somit auch ein Synonym unsrer Art. Endlich ist noch *H. attenuatum* n. spec. von v. LINSTOW (38) zu erwähnen, das insofern irrtümlich aufgestellt ist, da es von dem von BRANDES beschriebenen *H. spathula* Dies. in einigen Punkten abweichend gebaut sein soll; in Wirklichkeit ist es jedoch dieselbe Species. Die Beschreibung und Abbildung, die v. LINSTOW gibt, ist in vielen Punkten zutreffend, in andern jedoch irrig, so z. B. die Verteilung der Dotterstöcke und seine Auffassung über die Ausmündung des Uterus, der »mit einem hinten verschmälerten Uteruskegel endigt«. Den Haftzapfen sucht er merkwürdigerweise »vor« dem Bauchsaugnapf, das Organ selbst hält er für einen Drüsenkomplex.



Textfig. C_1.
H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Quanditten, V. 1908). Totalansicht von der Ventralfläche. 46:1. KRAUSE gez. *z*, Zapfen.

Der prioritätsberechtigte Speciesname ist *H. attenuatum* v. Linstow.

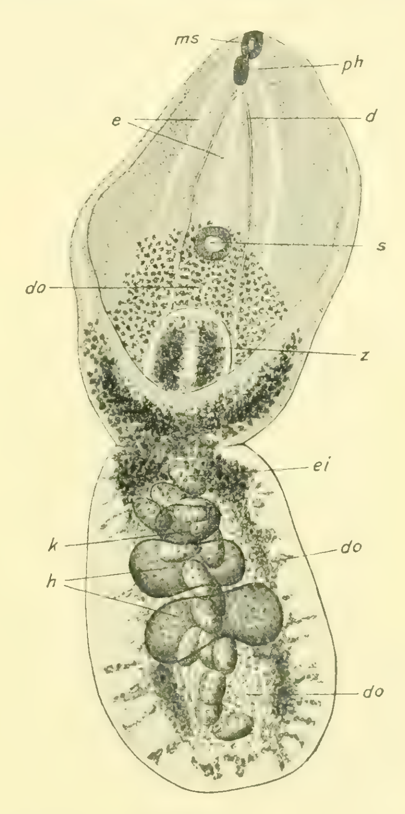
Der Beschreibung liegen Exemplare aus dem Darm von *Buteo buteo* (L.), (Kbg.S., Quanditten *V.* 1908 und Rossitten X. 1912) zugrunde.

Körperform.

Die Länge beträgt nach CREPLIN (16) und MEHLIS (43) bis 2,2, nach v. LINSTOW (38) bis 2,96, nach meinen Messungen 1,35 bis 1,7 mm. Die Tiere sind gestreckt (Fig. C_1), oder der Vorderteil ist nach dorsal zurückgebogen. Der Vorderkörper ist scharf durch eine Einschnürung vom Hinterkörper getrennt, beide Abschnitte sind entweder gleich lang, oder der vordere ist meist etwas größer. Die Maße sind nach v. LINSTOW (38), dessen Angaben vorangestellt sind, und nach dem Königsberger Material folgende: Vorderkörper 1,62 und 0,64 bis 0,95 mm lang, 0,67 und 0,43—0,60 breit, Hinterkörper 1,34 und 0,68

bis 0,77 lang, 0,54 und 0,43—0,60 breit. In der Einschnürung beträgt die Breite nach meinen Messungen 0,23—0,46 mm.

Der lamellöse, etwa eiförmige Vorderkörper gleicht einer ziemlich stark ausgehöhlten Schaufel (Fig. C_1), da die Ränder in der zweiten Hälfte und besonders im hinteren Teil nach ventral umgebogen sind. Das Vorderende ist verjüngt und abgerundet, sonst ohne besondere Kennzeichen. Kopfdrüsen habe ich nicht bemerkt. Im hinteren Teil liegt das Haftorgan (*z*), das teilweise vom Hinterende des Vorderkörpers verdeckt sein kann. Es ist im Umriß breit elliptisch bis fast kreisförmig und ragt entweder weit vor, dann ist es pilzhutförmig, oder es ist in der Mitte eingesenkt (Fig. C_1, *z*) oder auch median ganz wenig gefurcht. Seine Länge beträgt nach meinen Messungen 0,20—0,23, die Breite 0,18—0,22 mm; diese letztere ist somit ungefähr gleich ein Drittel der Breite des Vorderkörpers oder etwas größer. Die Dicke des Vorderkörpers in den verschiedenen Regionen ist nach Königsberger Material ungefähr: vor dem Bauchsaugnapf 0,056, in der Höhe des Haftzapfens mit diesem 0,22, ohne diesen 0,11 mm.



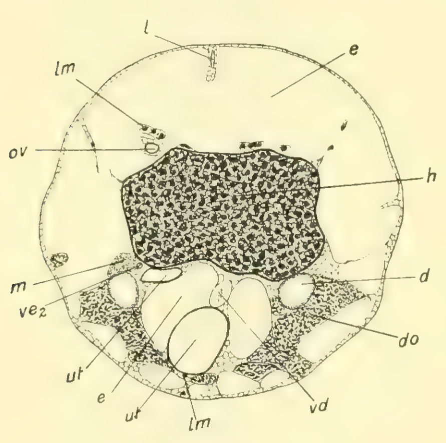
Textfig. D_1.
Das Exemplar von Textfig. C_1 aufgehellt und stärker vergrößert. Im Vorderkörper sind nur die drei großen Exkretionsstämme gezeichnet. 60:1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *ei*, Ei; *h*, Hoden; *k*, Keimstock; *ms*, Mundsaugnapf; *ph*, Pharynx; *s*, Bauchsaugnapf; *z*, Zapfen.

Der Hinterkörper (Fig. C_1) ist nach MEHLIS »von mehr keuliger Form«, ich möchte ihn als eiförmig bis fast zylindrisch bezeichnen. Das Genitalatrium liegt auf der Dorsalfläche nahe dem Hinterende, und macht sich als ziemlich beträchtliche Vertiefung bemerkbar (Fig. J_1, K_1, *ga*).

Anatomie.

(Die Beschreibung gilt für die Linkslage des MEHLISschen Organs.)

Saugnäpfe und Darm. Der Mundsaugnapf hat nach v. LINSTOW (38) einen Durchmesser von 0,88 mm, nach meinen Messungen beträgt die Länge 0,63—0,65, die Breite 0,049—0,065 mm. Der mitunter vorgewölbte Bauchsaugnapf ist stets größer als der Mundsaugnapf und liegt nach v. LINSTOWS und meinen Beobachtungen stets dicht hinter der Mitte des Vorderkörpers (Fig. D_1, *s*). Nach BRANDES soll er vom Zapfen bedeckt sein (Fig. *H*, *s*), dies ist jedoch nicht immer der Fall. Die Breite des Bauchsaugnapfes gibt v. LINSTOW mit 0,097 mm an, nach Königsberger Material ist sie 0,072 bis 0,081 mm, die Länge 0,074—0,077 mm. Der ellipsoidische Pharynx ist 0,058 bis 0,065 mm lang und 0,032 bis 0,036 mm breit.



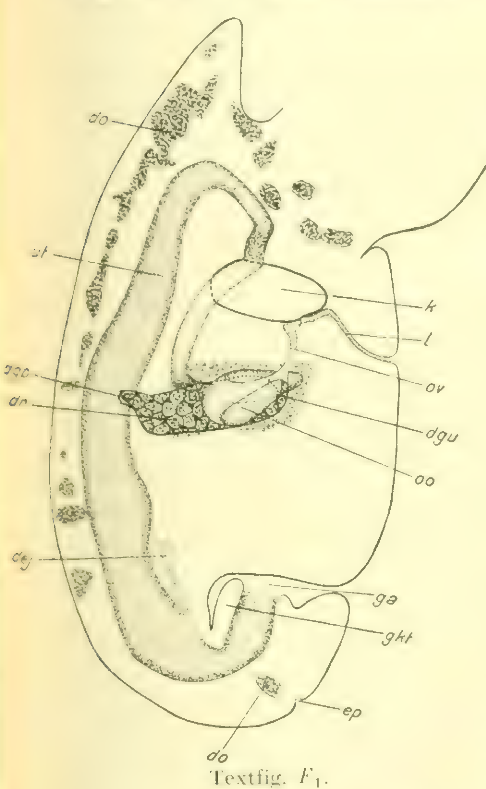
Textfig. E_1.

H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Quanditten, V. 1908). Querschnitt durch den vorderen Hoden. Die dorsale Körperwandung ist rekonstruiert. (Blick vom Vorderende.) 120 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *l*, LAURERscher Kanal; *lm*, Längsmuskeln; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_2, hinteres Vas efferens.

Der Abstand der Darmschenkel (Fig. D_1, *d*) beträgt im lamellösen Teil des Vorderkörpers 0,09—0,13 mm; in der Höhe des Haftzapfens ist er größer, da sie in kleinem Bogen um denselben herumlaufen. Im Hinterkörper schwankt ihre Entfernung zwischen 0,13 und 0,17 mm, ihre Lage ist dicht ventral von den Hoden (Fig. E_1, *d*). Der Durchmesser des Lumens ist am Anfang recht gering, 0,0018—0,0027 mm, allmählich nimmt er mehr zu und erreicht im Hinterkörper im Maximum 0,0090 mm.

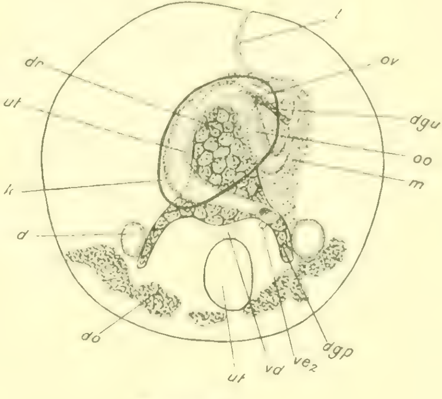
Männliche Organe. Ein Hauptkennzeichen von *H. attenuatum* bilden die kleinen Hoden. Im Totalpräparat (Fig. D_1, *h*) machen sie sich als ungefähr querellipsoidische, ziemlich symmetrisch liegende Ballen bemerkbar, die median vorn und hinten leicht eingeschnürt sind. Der vordere Hoden liegt etwa genau vor, der andre etwa dicht hinter der Halbierungslinie des Hinterkörpers. Ihre Oberfläche dürfte glatt

sein, da ich die Unregelmäßigkeiten (Fig. E_1, *h*) auf Schrumpfungen zurückführe. Ventral ist der erste Hoden in der Medianebene sehr flach (Fig. E_1), der zweite etwas tiefer eingeschnürt; beide liegen in einem Querschnitt ziemlich genau in der Mitte des Körpers. Die Breite des vorderen Hodens ist ungefähr halb so groß wie der Hinterkörper körper (Fig. D_1, *h*) und beträgt 0,17—0,21 mm, die Länge 0,11—0,13,



Textfig. F_1.

H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Rossitten, X. 1912). Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Der rechte paarige Dottergang ist fortgelassen. 120 : 1. KRAUSE gez.



Textfig. G_1.

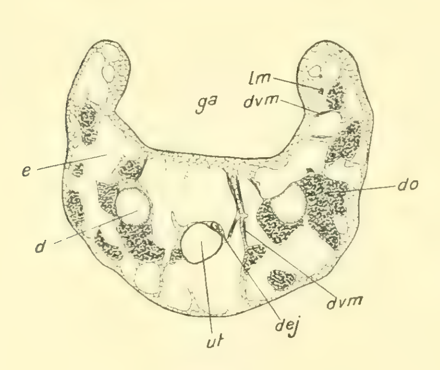
H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Quanditten, V. 1908). Dasselbe aus Querschnitten. Der aufsteigende Uterusschenkel ist hinter dem vorderen Hoden abgeschnitten. Der Keimstock ist nur im Umriß angedeutet. (Da in der zu dieser Zeichnung verwandten Schnittserie gegenüber Textfig. F_1 Amphitypie bestand, ist hier das Spiegelbild von der tatsächlichen Lage der Organe abgebildet. Blick vom Vorderende.) 120 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *gkt*, temporärer Genitalkegel; *k*, Keimstock; *l*, LAURERscher Kanal; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_2, hinteres Vas efferens.

der dorsoventrale Durchmesser 0,13—0,14 mm. Der hintere Hoden ist stets etwas größer, 0,24—0,30 mm breit, 0,10—0,13 lang und 0,13 bis 0,17 mm dick.

Die Ursprungsstelle des vorderen Vas efferens ist hinter der Mitte, die des andern am Vorderende des Hodens, bei beiden liegt sie median auf der Ventralfläche der Organe. Das hintere Vas efferens steigt neben

dem linken Darmschenkel auf (Fig. G_1, ve_2), das andre neben dem rechten, die Vereinigung beider erfolgt vor dem vorderen Hoden etwa in der Längsachse des Körpers. Das Vas deferens verläuft dorsal vom absteigenden Schenkel des Uterus nach hinten (*vd*). Die Vesicula seminalis liegt fast ausschließlich in der dorsalen Körperhälfte, ihre Windungen sind unregelmäßig. Der Ductus ejaculatorius zieht in einem großen Bogen von rechts oder links nach ventral, seine Lage ist somit variabel.

Weibliche Organe. Der ungefähr querellipsoidische Keimstock liegt etwa median (Fig. D_1, k) nahe dem zweiten Drittel des Hinterkörpers, und zwar größtenteils in der Dorsalhälfte (Fig. F_1, k). Seine Breite beträgt 0,13—0,15 mm, die Länge 0,06—0,086, endlich die Dicke 0,10—0,14 mm.

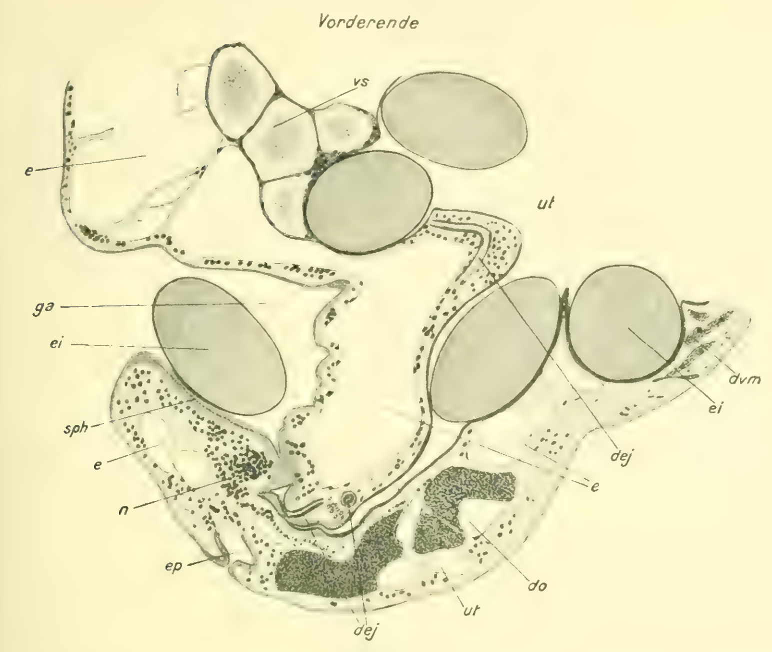


Textfig. H_1.

H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Quanditten, V. 1908). Querschnitt durch das Genitalatrium. 120 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *ga*, Genitalatrium; *lm*, Längsmuskeln; *ut*, Uterus.

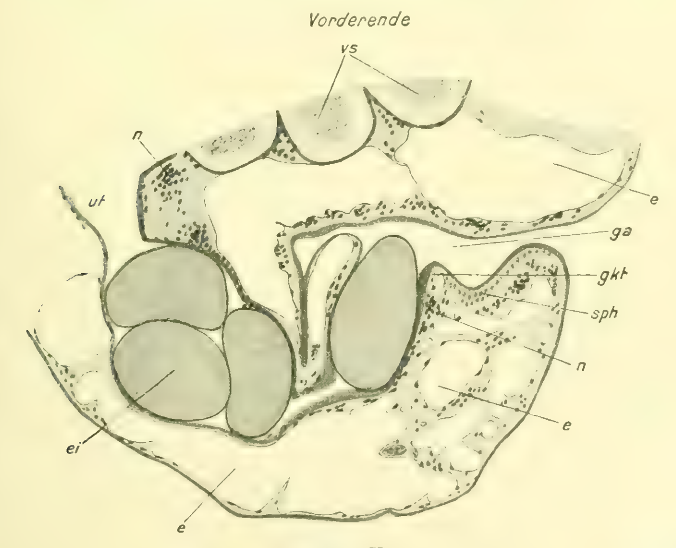
Die Ursprungsstelle des Oviducts ist in seiner hinteren dorsalen Fläche zu suchen (Fig. F_1, *ov*). Der Kanal verläuft dorsal vom vorderen Hoden in der linken Körperhälfte (in Fig. E_1 infolge Amphitypie rechts) und nimmt hinter diesem den unpaaren Dottergang (Fig. F_1, G_1, *dgu*) auf. Das Ootyp ist schräg nach dorsal gerichtet (Fig. G_1, *oo*). Das Mehlissche Organ dehnt sich vollkommen in der linken Körperhälfte zwischen den beiden Hoden aus (Fig. G_1, m), ventral erstreckt es sich bis zu dem betreffenden Darmschenkel. Das Dotterreservoir (*dr*) liegt etwa in der Mitte eines Körperquerschnitts. Der Abstand der von ventral nach dorsal ziehenden paarigen Dottergänge (*dgp*) ist größer als bei andern Arten. Der Uterus steigt neben dem linken Darmschenkel auf (*ut*) und biegt im vorderen Teil des Hinterkörpers in einem großen Bogen nach hinten um (Fig. F_1, *ut*), der absteigende Schenkel ist geradlinig.

Die Verteilung der Dotterstöcke, wie sie v. Linstow (38) abbildet, entspricht nicht den Tatsachen, da ihre vordere Grenze weit vor dem Bauchsaugnapf liegt, und sie im Hinterkörper nur die Seitenteile ausfüllen sollen. Nach meinen Beobachtungen reichen sie im Vorderkörper



Textfig. I_1.

H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Quanditten, V. 1908). Medianschnitt durch das Hinterende. 240 : 1. KRAUSE gez.



Textfig. K_1.

H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Rossitten, X. 1912). Medianschnitt durch das Hinterende. Temporärer Genitalkegel. 240 : 1. KRAUSE gez. *dej*, Ductus ejaculatorius; *o*, Dotterstockfollikel; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *ei*, Ei; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *gkt*, temporärer Genitalkegel; *n*, Kern; *sph*, Sphincter; *ut*, Uterus; *vs*, Vesicula seminalis.

nur bis zum Bauchsaugnapf (Fig. D_1, *do*), in den seitlichen Partien jedoch viel weniger weit nach vorn. Im Hinterkörper bedecken sie den größten Teil der Ventralfläche, am Hinterende sind sie auch dorsal zu finden.

Die Eier sind nach v. LINSTOW (38) 0,096 mm lang und 0,068 breit, nach meinen Messungen 0,095 mal 0,059 mm groß.

Genitalatrium. Eine bemerkenswerte Notiz über das Genitalatrium finden wir bei MEHLIS (43): »Die Geschlechtsöffnung am Rücken des Hinterendes ist bei vielen sehr deutlich; sie ist weit und tief, und es ist möglich, daß sie als Saugnapf wirken könne, wenn schon die Beobachtung einen solchen nicht erweist. Bey einigen der Würmer aus dem Bussard war sie weit und ragte aus ihrem Grunde das männliche Glied in Form eines kurzen und dicken, kegeligen Zapfens etwas hervor«. Im allgemeinen ist die Charakteristik richtig, doch weiß ich nicht, was MEHLIS unter dem »männlichen Glied« versteht, da ein Genitalkegel nicht vorhanden ist. Ganz irrtümlich ist die Auffassung von v. LINSTOW über die Ausmündung des Uterus, der »mit einem hinten verschmälerten Uteruskegel« endigen soll.

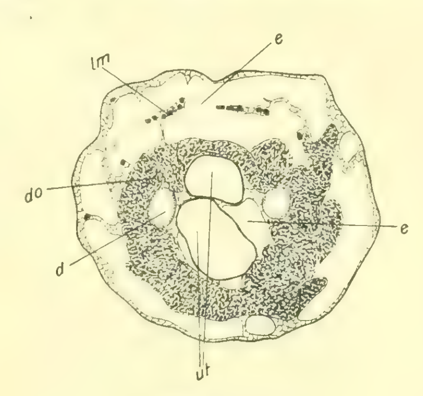
Das Genitalatrium stellt einen weiten und tiefen Hohlraum (Fig. J_1, K_1, *ga*) dar, der sich fast bis zur Mitte von Ventral- und Dorsalfläche des Hinterkörpers erstreckt. Die Geschlechtsöffnung liegt in der hinteren Wandung des Atriums. Ein Querschnitt durch diese Region zeigt etwa hufeisenförmige Gestalt (Fig. H_1). Bei einem Exemplar war infolge eines heraustretenden Eies eine genitalkegelartige Bildung vorhanden, die jedoch nur temporär sein kann (Fig. J_1, *ga* und K_1, *gkt*).

Anatomisch ist Verschiedenes hervorzuheben. Die ganze Region wird zum größten Teil von den Exkretionsgefäßen eingenommen (Fig. H_1—K_1, *e*), die zu einer großen Dehnbarkeit des Atriums mit beitragen dürften. Die inneren dorsalen Längsmuskelbündel (Fig. E_1, *lm*) setzen an die vordere Wand des Atriums an, außerdem sind dorsoventrale Fasern (Fig. H_1, *dvm*) vorhanden, die jedoch gegenüber *H. spathula* (Fig. X_1, *dvm*) und *cochleare* (Fig. U_1, *dvm*) sehr schwach entwickelt sind. In der hinteren Wandung sind im Medianschnitt quergetroffene, sphincterartige Ringmuskelbündel (Fig. J_1, K_1, *sph*) deutlich sichtbar, die eine Verkleinerung des Atriums in der Längsrichtung herbeiführen dürften. Das Parenchym umgibt die einzelnen Teile nur in dünnen Lagen und ist sehr kernreich. Cuticula und Hautmuskelschlauch waren in der Höhlung so dünn, daß ich ihre Elemente nicht trennen konnte.

Wie schon MEHLIS vermutet, wird die Funktion des Atriums saugnapfähnlich sein. Die verhältnismäßig schwachen dorsoventralen Mus-

keln dürften wegen der leichten Dehnbarkeit der Region meiner Ansicht nach genügen, um eine Vertiefung des Hohlraumes herbeizuführen.

Exkretionsorgane. Die Exkretionsorgane sind im Vorderkörper lange nicht so stark entwickelt, wie z. B. bei *H. spathaceum*. Der mediane Stamm verbreitert sich in der Region des Haftzapfens ein wenig. Das seitliche Gefäßnetz des Vorderkörpers geht wie bei *H. excavatum* in das Oberflächensystem des Hinterkörpers über. Das Centralgefäß sendet nach dorsal nur eine Anastomose aus. Die Uterusgefäße (Fig. E_1, *e*) stehen durch kleine Anastomosen unter sich und durch größere auf der Ventralfläche mit dem Oberflächensystem des Hinterkörpers in Zusammenhang, das ganz bedeutend entwickelt ist (Fig. E_1, L_1, *e*). Vor dem Keimstock umgibt es die Dotterstöcke allseitig (Fig. L_1, *e*), weiter nach hinten breitet es sich hauptsächlich dorsal aus, doch sind kleinere Gefäße auch auf der Ventralfläche zu finden (Fig. E_1, *e*). Kurz hinter dem zweiten Hoden nimmt das Oberflächensystem die beiden Uterusgefäße auf, in der Höhe des Atriums ist es ebenfalls mächtig entwickelt. Der Exkretionsporus liegt nahe dem Ende auf der Dorsalfläche (Fig. F_1, *ep*).



Textfig. L_1.
H. attenuatum v. Linst. aus *Buteo buteo* (L.), (Kbg. S., Quanditten, V. 1908). Querschnitt durch den Hinterkörper vor dem Keimstock. (Stark geschrumpft.) 120:1 KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *lm*, Längsmuskeln; *ut*, Uterus.

Wirte.

Im Darm von *Buteo buteo* (L.), Kbg. S.; *Archibuteo lagopus* (Brünn.) nach CREPLIN (16); *Syrnium aluco* (L.) nach BRANDES (6, 7); drei jugendliche und stark macerierte Exemplare der Kbg. S. aus *Accipiter nisus* (L.) sind anscheinend ebenfalls *H. attenuatum*.

Nur in Europa gesammelt.

5. H. cochleare n. sp.

Geschichte.

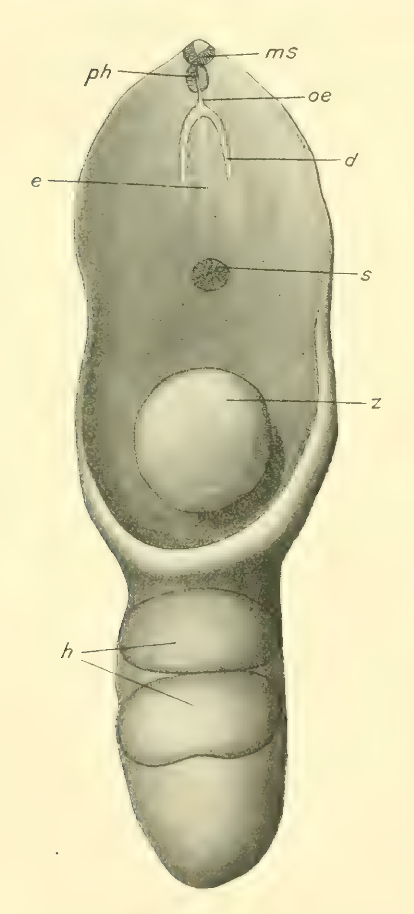
Diese Art habe ich im Material des Berliner Museums gefunden. Sie ist von HEMPRICH und EHRENBERG in Dongola gesammelt worden und war mit *Hemistomum spathula* Crepl. Dies. etikettiert. Es ist die ein-

zige speziell afrikanische Hemistominenspecies, die bisher bekannt geworden ist.

Der Beschreibung und den Zeichnungen liegen Exemplare der B.S. aus *Bubo ascalaphus* (Fl. 2452) zugrunde (vgl. den Abschnitt »Wirte«).

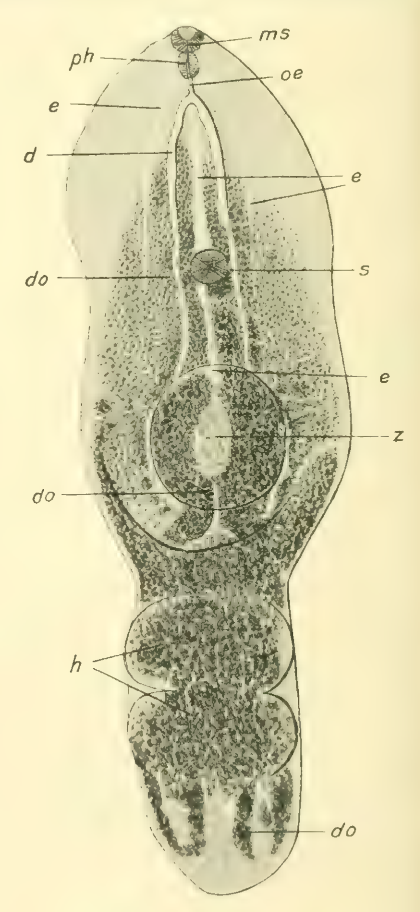
Körperform.

Die Länge beträgt 2,0—2,9 mm. Der Vorderkörper ist stets mehr als $1^1/_2$, zuweilen sogar fast zweimal länger als der Hinterkörper. Beide Abschnitte sind scharf von einander getrennt, doch ist eine Einschnürung



Textfig. M_1.

H. cochleare, n. sp. Totalansicht von der Ventralfläche. 44 : 1. Krause gez.



Textfig. N_1.

Dasselbe Exemplar aufgehellt. 45 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *ms*, Mundsaugnapf; *oe*, Oesophagus; *ph*, Pharynx; *s*, Bauchsaugnapf; *z*, Zapfen.

nur schwach ausgeprägt (Fig. M_1). Die Länge des Vorderkörpers schwankt zwischen 1,25 und 1,8 mm, die Breite zwischen 0,54 und 0,77 mm, die Maße des Hinterkörpers sind entsprechend 0,76—1,1 und 0,43—0,64 mm.

Der lamellöse Vorderkörper gleicht einer schwach ausgehöhlten Schaufel oder einem Löffel, da im hinteren Teil die Ränder stets nach ventral umgebogen sind (Fig. M_1). Der Umriß ist langgestreckt elliptisch, das Vorderende etwas verschmälert und sonst ohne Kennzeichen (Fig. N_1). Kopfdrüsen habe ich nicht gefunden. Im letzten Abschnitt des Vorderkörpers liegt der Haftzapfen (Fig. M_1, *z*), der fast kreisförmigen Umriß hat, 0,30—0,46 mm lang und 0,28—0,45 mm breit ist; bei einem Exemplar hatte er sogar nur eine Länge von 0,22 und Breite von 0,20 mm. Sein vorderer Rand ist 0,68—1,1 mm vom Mundsaugnapf entfernt, diese Strecke ist etwa ebenso lang wie der Hinterkörper. Die Gestalt des Haftapparates ist recht wechselnd, da er median vorgestoßen und zurückgezogen werden kann. Im ersten Fall ist er pilzhutförmig, oben abgerundet (Fig. M_1, *z*) und an der Basis verjüngt, im andern meist in der Mitte ein wenig vertieft oder der ganzen Länge nach median mehr oder weniger tief gefurcht, so daß er aus zwei Wülsten zu bestehen scheint. Die Dicke des Vorderkörpers in den verschiedenen Regionen beträgt: im vorderen Teil etwa 0,13, in der Mitte 0,16—0,20, in der Höhe des Zapfens mit diesem 0,28—0,34 und endlich hinter diesem 0,20—0,28 mm.

Der Hinterkörper ist zylindrisch (Fig. M_1) oder auch ellipsoidisch, das Ende abgerundet. Nahe diesem deutet auf der Dorsalfläche eine beträchtliche Vertiefung das Genitalatrium an (Fig. T_1, *ga*). Die unmittelbar davor gelegene Wandung des Körpers ist mitunter ein wenig buckelartig gewölbt.

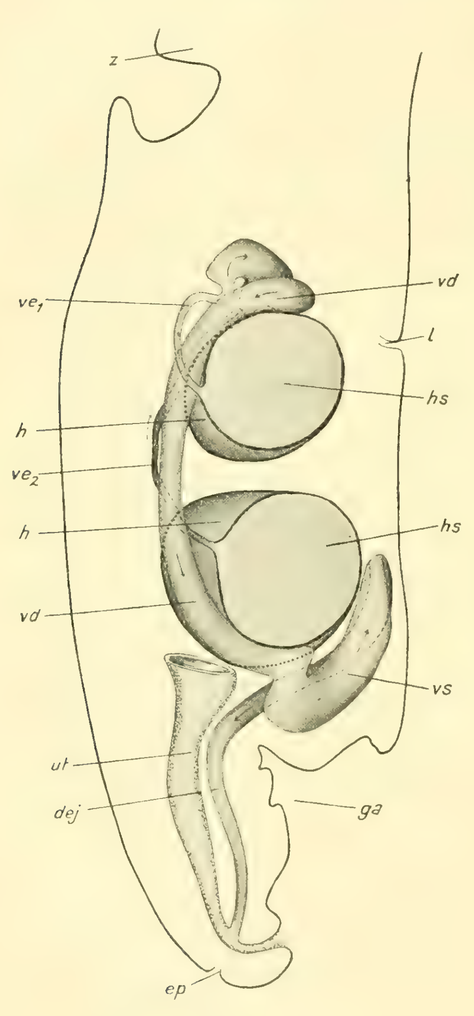
Anatomie.

(Die Beschreibung gilt für die Rechtslage des Mehlisschen Organs.)

Saugnäpfe und Darm. Der Mundsaugnapf ist 0,065—0,081 mm lang und 0,070—0,099 breit. Der meist vorgewölbte Bauchsaugnapf ist größer, seine Länge beträgt 0,099—0,115, die Breite 0,11—0,122 mm. Vom Vorderende ist er 0,34—0,76 mm entfernt und liegt also etwa auf ein Drittel der Länge des Vorderkörpers oder ist bis auf $^2/_5$ nach hinten gerückt (Fig. M_1, *s*). Der Pharynx (*ph*) ist 0,072—0,081 mm lang und 0,045—0,061 breit; an ihn schließt sich ein Oesophagus (*oe*) von 0,081 bis 0,086 mm an.

Die 0,020—0,081 mm dicken Darmschenkel verlaufen bis zum

Haftzapfen ziemlich parallel (Fig. N_1, *d*), ihr Abstand schwankt zwischen 0,11 und 0,17 mm. In der Höhe der Hoden ziehen sie ventral von den Schenkeln (Fig. P_1, Q_1, *d*).



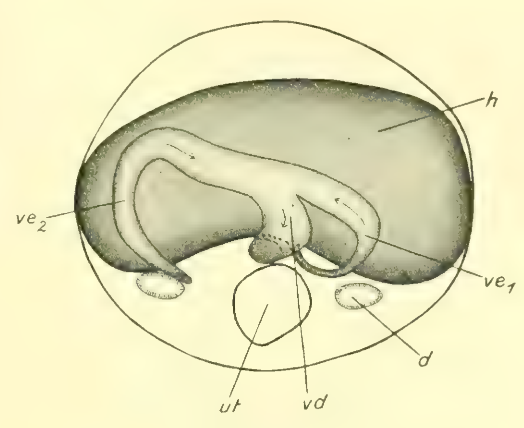
Textfig. O_1.

H. cochleare n. sp. Rekonstruktion der männlichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Die Hoden sind in der Medianebene durchschnitten, so daß man auf die hell angedeutete Schnittfläche heraufsieht. 100 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. Q_1.

Männliche Organe. Ein besonderes Kennzeichen dieser Art bilden die großen Hoden, welche die ganze Breite des Körpers ausfüllen (Fig. M_1, P_1, *h*). Der vordere liegt etwa im ersten, der andre etwa im zweiten Drittel des Hinterkörpers (Fig. M_1). Im Totalpräparat erscheinen sie querellipsoidisch, der zweite ist jedoch in der Medianebene vorn und namentlich hinten etwas eingeschnürt. Auf Querschnitten (Fig. P_1, Q_1, *h*) sieht man, daß sie nicht symmetrisch gebaut sind, da ihre linke Hälfte in dorsoventraler Richtung stärker entwickelt ist als die rechte. Die Ventralfläche des ersten ist median ein wenig (Fig. P_1), die des zweiten tief eingeschnürt (Fig. Q_1), so daß Hufeisenform entsteht. Die Breite des vorderen Hodens beträgt 0,49—0,57 mm, die Länge 0,19—0,27, der dorsoventrale Durchmesser in der rechten Hälfte 0,22 bis 0,26, in der linken 0,27 bis 0,30 mm. Der hintere Hoden ist 0,49—0,57 mm breit, 0,22—0,26 mm lang, der rechte Schenkel 0,22—0,28 mm dick, der linke 0,34—0,44.

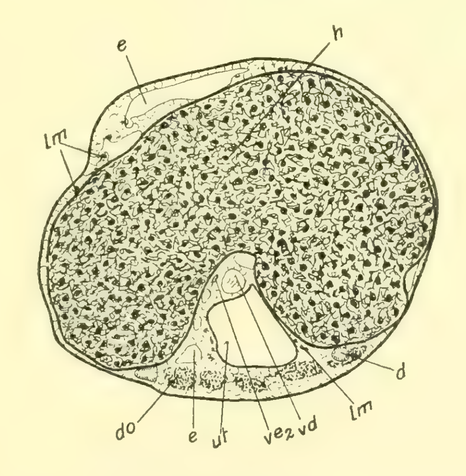
Die Ursprungsstellen der Vasa efferentia haben ziemlich genau

dieselbe Lage (Fig. O_1, ve_1, ve_2), die des vorderen ist genau in der Mitte der Ventralfläche des Hodens, die des andern ein wenig vor dieser. Das vordere Vas efferens verläuft in der Nähe des linken Darmschenkels nach vorn, das hintere neben dem rechten (Fig. P_1, ve_2) und macht vor dem ersten Hoden einen großen Bogen; ihre Vereinigungsstelle liegt etwa in der Mitte des Körperquerschnitts (Fig. P_1). Das Vas deferens zieht dorsal vom absteigenden Uterusschenkel nach hinten. Die Vesicula zeigt einige Besonderheiten, da sie vom Atrium nicht allein bis zum hinteren Hoden zurück, sondern dorsal von diesem etwa bis zu seiner Mitte nach vorn verläuft (Fig. O_1, *vs*), von wo sie sich nach dem Hinterende wendet. Der Ductus ejaculatorius findet sich in der rechten Körperhälfte (*dej*) oder von Anfang an median und dorsal von den andern Windungen der Vesicula. Seine Lage scheint also etwas variabel zu sein.



Textfig. P_1.

H. cochleare n. sp. Rekonstruktion des Verlaufs der männlichen Leitungswege vor dem vorderen Hoden, aus Querschnitten. (Blick vom Vorderende.) 90 : 1. KRAUSE gez.

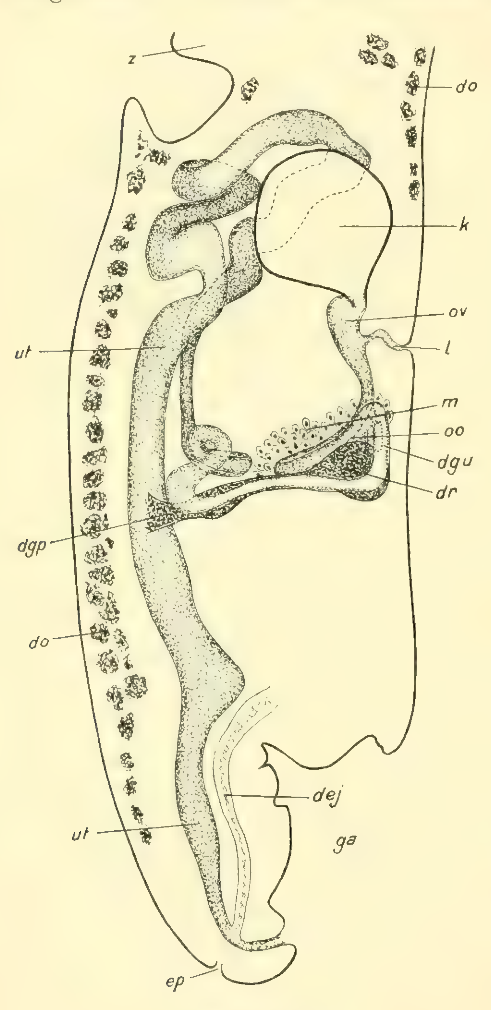


Textfig. Q_1.

H. cochleare n. sp. Querschnitt durch den hinteren Hoden vor dem Ursprung seines Vas efferens. (Etwas geschrumpft. Blick vom Vorderende.) 90 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *h*, Hoden; *hs*, Schnittfläche durch den Hoden; *l*, LAURERscher Kanal; *lm*, Längsmuskeln; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_1 und ve_2, Vasa efferentia; *vs*, Vesicula seminalis; *z*, Zapfen.

Weibliche Organe. Auffallend ist die Größe des querellipsoidischen Keimstocks, der auf der

Grenze von beiden Körperteilen in der Dorsalhälfte, und zwar ein wenig nach links liegt (Fig. R_1, S_1, *k*). Seine Breite beträgt 0,27—0,39 mm, die Länge etwa 0,16, endlich der dorsoventrale Durchmesser 0,14—0,19 mm.



Textfig. R_1.

H. cochleare n. sp. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Der rechte paarige Dottergang ist fortgelassen. 100 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. S_1.

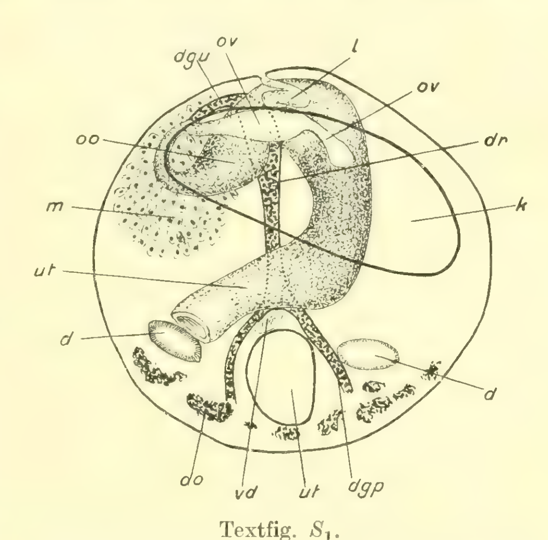
Die Ursprungsstelle des Oviducts findet sich in seinem dorsalen hinteren Teil etwas links von der Medianebene (*ov*). Der Kanal zieht in der rechten Körperhälfte dorsal vom vorderen Hoden nach hinten und nimmt, ehe er an diesem vorbeigekommen ist, den unpaaren Dottergang (*dgu*) auf. Das Ootyp ist schräg nach vorn gegen die dorsale Körperwandung gerichtet (*oo*) und liegt teilweise dorsal vom hintersten Teil des ersten Hodens. Das MEHLISsche Organ dehnt sich hauptsächlich zwischen den Hoden in der rechten dorsalen Hälfte aus (*m*). Bemerkenswert ist, daß es sich verhältnismäßig wenig ins Körperinnere erstreckt, und die Zellen größtenteils das Ootyp nur einseitig, und zwar auf seiner Dorsalfläche umgeben. Beim Dotterreservoir (*dr*) ist mir aufgefallen, daß es in seinem ventralen Teil ein geringes Volumen hat und sich erst im dorsalen stark erweitert. Die paarigen Dottergänge verlaufen von ventral nach dorsal (*dgp*). Der aufsteigende Uterusschenkel läßt hinter dem vorderen Hoden eine kleine Aufknäuelung (Fig. R_1, *ut*) erkennen. Weiter-

hin verläuft er geradliniger, und zwar findet er sich teilweise neben dem rechten Darmschenkel. Die Umkehr nach dem Hinterende erfolgt in einem großen nach ventral gerichteten Bogen im Vorderkörper in der Region zwischen dem Haftzapfen und der Lamelle (Fig. R_1, *ut*). Der absteigende Kanal macht in der Höhe des Keimstocks auch einige kleinere Windungen, weiterhin ist er geradlinig.

Die Dotterstöcke erstrecken sich im Vorderkörper weit über den Bauchsaugnapf nach vorn (Fig. N_1, *do*), im Hinterkörper bedecken sie bis auf einen kurzen Endabschnitt die ganze Ventralfläche.

Die Eier sind 0,090 mm lang und 0,054 mm breit.

Genitalatrium. Die Genitalöffnung liegt in der dorsalen Wand des Genitalatriums nahe dem Hinterende (Fig. R_1, *ga*). Dieses stellt einen großen Hohlraum dar, der fast das hintere Drittel der Länge des Hinterkörpers einnimmt und nach ventral bis zur Mitte von Ventral- und Dorsalfläche reicht. Ein Querschnitt durch diese Region ist etwa halbmondförmig (Fig. U_1), ein Medianschnitt (Fig. R_1) zeigt einen unregelmäßig begrenzten, etwa rechtwinkligen Ausschnitt, dessen Ränder von der Längsachse und einer dorsoventralen gebildet werden. Sehr kräftige dorsoventrale Muskelbündel ermöglichen eine Vertiefung der Höhlung (Fig. U_1, *dvm*). Vom Hautmuskelschlauch waren unter der dorsalen Wandung kräftige Längsfasern (*lm*) und darunter einige vereinzelte, fast ringförmig verlaufende Diagonalfasern (*dgm*) erkennbar. Die Funktion des Atriums dürfte saugnapfähnlich sein.

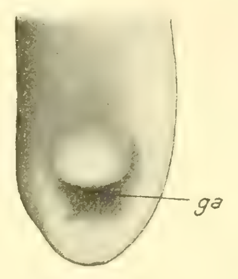


Textfig. S_1.

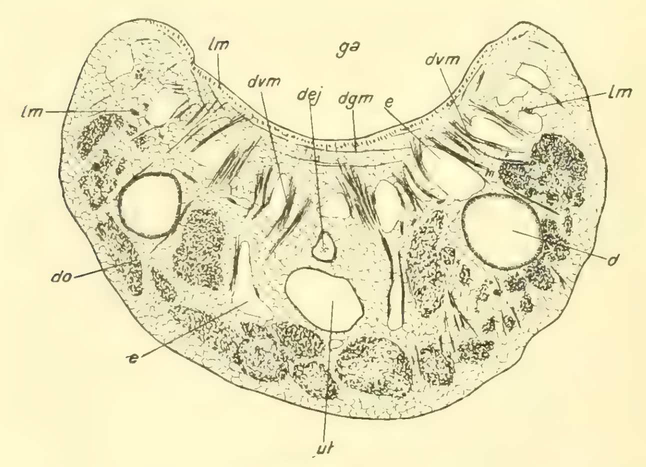
H. chochleare n. sp. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Querschnitten. Der aufsteigende Uterusschenkel ist hinter dem vorderen Hoden abgeschnitten. Der Keimstock ist nur als Umriß gezeichnet. (Blick vom Vorderende.) 90:1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *k*, Keimstock; *l*, LAURERscher Kanal; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; *ve*, Vas efferens; *z* Zapfen.

Exkretionsorgane. Das Exkretionssystem war stellenweise

nicht zu verfolgen, da das macerierte Parenchym oft Hohlräume aufwies. Der mediane Stamm des Vorderkörpers löst sich anscheinend im letzten Teil des Haftapparates in zwei quer verlaufende Gefäße auf.



Textfig. T_1.
H. cochleare n. sp. Dorsalansicht des Hinterendes mit Genitalatrium. 45 : 1.



Textfig. U_1.
H. cochleare n. sp. Querschnitt durch das Genitalatrium. 150 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgm*, Diagonalmuskeln; *do*, Dotterstockfollikel; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *ga*, Genitalatrium; *lm*, Längsmuskeln; *ut*, Uterus.

Die Verbindung des seitlichen Kanalnetzes des Vorderkörpers mit dem Oberflächensystem des Hinterkörpers habe ich nicht auffinden können. Das Zentralgefäß teilt sich sehr bald. Der daraus entstehende ventrale Stamm ist anfangs ziemlich stark entwickelt, begleitet den sich hin und her windenden Uterus in seinem Verlauf und teilt sich erst etwas später in die beiden Uterusgefäße. Das Oberflächensystem des Hinterkörpers reicht ventral bis zu den Dotterstöcken, in der Region der Hoden breitet es sich dagegen nur dorsal aus und hat hier kein großes Volumen (Fig. Q_1, *e*).

Wirte.

Der Wirt ist nach der Etikette *Strix striata*, der Fundort Dongola am Nil. Auf meine Anfrage bei Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. Reichenow, was Ehrenberg mit *Strix striata* bezeichnet haben könnte, wurde mir in liebenswürdiger Weise mitgeteilt, daß sich nur ein *Bubo ascalaphus*, von Ehrenberg in Dongola gesammelt, im Berliner Museum befinde, und daß derselbe wahrscheinlich der betreffende Wirt sein werde.

6. H. spathula (Crepl.) Dies.

Taf. VI, Fig. 4.

(*Amphistoma macrocephalum* e p. Bremser 1824, *Holostomum spatula* Creplin 1829, *Hemistomum spathula* Diesing 1850, *Diplostomum spathula* Brandes 1888, *Conchosoma spathula* Stossich 1898.)

Geschichte.

Viborg (74) und Rudolphi (61, 62) erwähnen 1795, bzw. 1809 und 1819 Holostomiden aus *Astur palumbarius* (L.). Bremser (12) hat 1824 ebenfalls solche in *Asio otus* (L.) gefunden und sie mit denen von Rudolphi identifiziert, da er sie mit *Amphistoma macrocephalum* Rud. bezeichnet. Aus den Abbildungen Bremsers ([12], Taf. VIII, Fig. 17 bis 23) ersieht man jedoch, daß der Autor ein typisches *Holostomum* und ein *Hemistomum*, unser *H. spathula*, zusammengeworfen hat. Die Körperformen unsrer Art werden trefflich wiedergegeben und lassen vor allen Dingen ein charakteristisches Merkmal, das langgestreckt elliptische Haftorgan, deutlich hervortreten. Creplin (16) erkennt den Irrtum von Bremser und stellt nach dessen Figuren die neue Species *Holostomum spatula* auf. Die Beschreibung — es ist die erste — trifft recht gut die Hauptkennzeichen. Einen Irrtum begeht der Autor, indem er auch das *Hemistomum attenuatum* zu *H. spathula* zählt, wodurch eine große Verwirrung angerichtet wird, die ich jetzt erst habe aufklären dürfen (vgl. *H. attenuatum*).

Mehlis (43) liefert 1831 eine Arbeit über unsre Art, die als die wertvollste bezeichnet werden kann. Dadurch wird unsre Kenntnis in vielen Punkten erweitert, da z. B. der Darmtractus, die Verteilung der Dotterstöcke, die Hoden und einiges andre richtig beobachtet sind, die Beschreibung ist eingehender als die von Creplin. Ein nächster Beitrag von Dujardin (23) ist durch eine Reihe von Messungen wichtig. Diesing (20) zählt das bisherige *Holostomum spatula* zu seiner Gattung *Hemistomum* und nennt eine große Zahl von Wirten. Im übrigen ist die Diagnose recht dürftig und enthält auch einige Irrtümer, da der

Autor im Haftzapfen die Hoden und im Bauchsaugnapf die männliche Geschlechtsöffnung sieht. Merkwürdig ist die Auffassung WEDLS (76) über den Vorderkörper, der aus einem »Rücken- und Bauchblatt« bestehen soll. Hervorzuheben ist, daß entgegen DIESING die Hoden, der Bauchsaugnapf und die Geschlechtsöffnung richtig erkannt und so die Beobachtungen von MEHLIS bestätigt werden. In dem darauf folgenden Jahr 1858 bildet MOLIN (45) unsre Art leidlich brauchbar ab. Die Beschreibung geht hauptsächlich auf die Exkretionsstämme ein, die anscheinend teilweise richtig beobachtet sind.

Eine weitere Arbeit stammt von BRANDES (6, 7), der jedoch dadurch große Verwirrung hervorruft, daß er unser *H. spathula* als neue Species unter dem Namen *Diplostomum spathula*[1] aufstellt. Bei *H. attenuatum* habe ich eine ausführliche Darstellung der verwickelten Geschichte gegeben, so daß ich also darauf verweisen kann. Zweifellos ist die neue Species das *Holostomum spathula* Crepl., das schon von BREMSER vortrefflich abgebildet ist, denn beide sind durch die besondere Form des Haftapparates charakterisiert. Auf die unzulängliche und größtenteils irrtümliche Beschreibung, die BRANDES gibt, komme ich später zurück.

Endlich wäre noch STOSSICH (73) zu erwähnen, der das *Hemistomum spathula* mit dem Gattungsnamen *Conchosoma* belegt, wozu er durch RAILLIET (55) veranlaßt worden ist (vgl. S. 68). Eine letzte Diagnose unsrer Species gibt LÜHE (40) zu Bestimmungszwecken, sie ist nach älteren Autoren zusammengestellt und enthält darum nichts Neues.

Aus dem Wiener Museum stand mir Material zur Verfügung, doch waren die Tiere sehr schlecht erhalten. Der Beschreibung und den Zeichnungen liegen Exemplare der W.S. aus *Circus aeruginosus* (L.) (Fl. 88) zugrunde.

Körperform.

Die Länge beträgt nach meinen Messungen 1,9—3,25 mm. Damit stimmen die Angaben aller Autoren überein bis auf BRANDES, nach welchem sie 4 mm ist. Der Körper ist stets gestreckt und wird durch eine geringe Einschnürung unscharf in zwei Abschnitte (Fig. 4) geteilt, von denen der vordere 1,1—2,1 mm, nach DUJARDIN bis 2,35 mm, der

[1] Die Originalexemplare des von BRANDES als neue Species bezeichneten *H. spathula* habe ich in der W.S. gefunden, die Etikette lautet: »Als *Diplostomum spathula* n. spec. von G. BRANDES 1889 erkannt.« Der Wirt ist *Astur palumbarius* (L.), den auch BRANDES (6, 7) allein angibt.

andre 0,63—1,3 mm lang ist. Daraus folgt, daß der Vorderkörper den Hinterkörper stets an Länge übertrifft, und zwar nach meinen Beobachtungen im Minimum um die Hälfte, im Maximum um mehr als das Doppelte, nach DUJARDIN fast um das Dreifache. Im Gegensatz dazu sagt BRANDES, daß »vorderer und hinterer Körperteil etwa gleich lang« seien.

Der Vorderkörper ist sehr stark lamellös. Im hinteren Teil sind die seitlichen Ränder stets (Fig. 4), im vorderen meist nach ventral gekrümmt oder auch der ganzen Länge nach eingeschlagen, doch können sie sich nicht in der Region des Zapfens berühren. Im ersten Fall ist die Gestalt des Abschnitts einer tief ausgehöhlten Schaufel zu vergleichen, im zweiten nach CREPLIN (16) »einem cylindrischen Tubus, der vorne mit einer schrägen Oeffnung klafft«. Sind die Ränder eingeschlagen, so beträgt die Breite 0,47—0,66 mm, sind sie ausgebreitet, im vorderen Teil etwa 0,9 mm (bei kleinen Tieren). Das Vorderende ist abgerundet und ohne besondre Merkmale. Kopfdrüsen habe ich nicht gefunden. Ein charakteristisches Kennzeichen von *H. spathula* bildet der im Umriß elliptische Haftzapfen (Fig. 4, *z*). Seine Länge ist manchmal etwas größer, meist jedoch geringer als ein Drittel des Vorderkörpers, sie beträgt 0,34—0,58 mm und ist fast genau doppelt so groß als seine Breite, die zwischen 0,18 und 0,25 mm schwankt. In der Medianebene ist der Haftapparat flach gefurcht, jedoch nicht der vordere und hintere Rand; die Seiten sind abgeschrägt. Die Dicke des Vorderkörpers in den verschiedenen Regionen beträgt ungefähr: im vorderen Teil 0,07 mm, beim Bauchsaugnapf 0,10, mit Zapfen 0,21 und hinter diesem 0,15 mm.

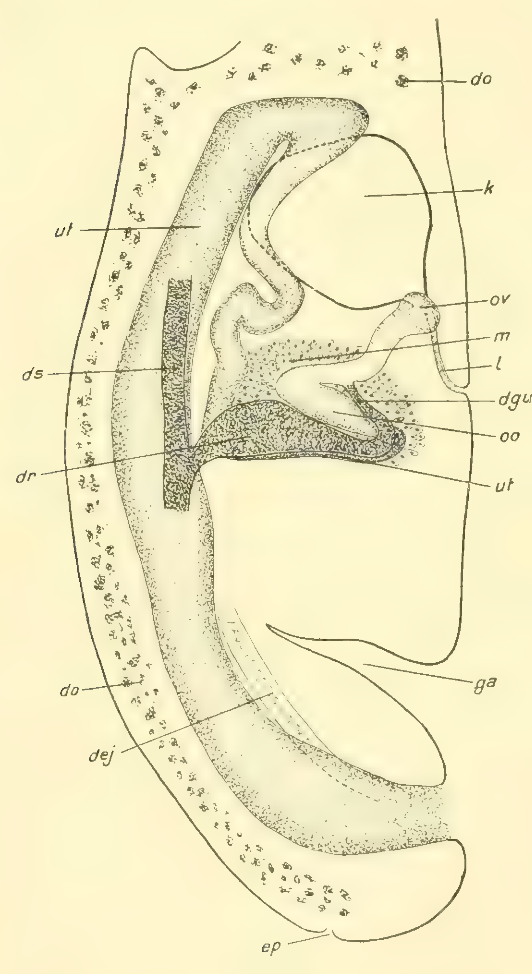
In der Einschnürung ist der Körper etwa 0,31—0,38 mm breit, in der Mitte des Hinterkörpers 0,38—0,45 mm. Dieser hat zylindrische oder meist ellipsoidische Gestalt (Fig. 4); das Ende ist oft auf der Ventralfläche kahnförmig abgeschrägt (Fig. V_1) oder auch etwas nach dorsal gebogen. Ein kurzes Stück vom Hinterende entfernt, findet sich auf der Dorsalfläche eine etwa querelliptische Einstülpung, das Genitalatrium (Fig. V_1, *ga*).

Anatomie.

(Die Beschreibung gilt für die Linkslage des MEHLISschen Organs und die Rechtslage des vorderen Hodens.)

Saugnäpfe und Darm. Die Größe des ungefähr kugligen Mundsaugnapfes ist von DUJARDIN (23) und WEDL (76) sehr abweichend angegeben. Nach dem ersten Autor beträgt sie 0,082 mm, nach dem andern nur 0,04 mm, nach meinen Messungen, die etwa in der Mitte

von diesen Extremen stehen, 0,049—0,072 mm. Der Bauchsaugnapf liegt etwa auf $^2/_5$ der Länge des Vorderkörpers (Fig. 4, *s*). Sein Durchmesser ist mit 0,058—0,072 mm ungefähr ebenso groß wie der des Mundsaugnapfes oder meist ein wenig größer; nach DUJARDIN beträgt die Breite 0,125 mm. Diese Angabe ist so abweichend von meinen, daß ich beide nicht in Einklang bringen kann. Möglich ist es, daß der Bauchsaugnapf vorgewölbt war, und daß der Autor die Größe des ganzen Buckels gemessen hat.



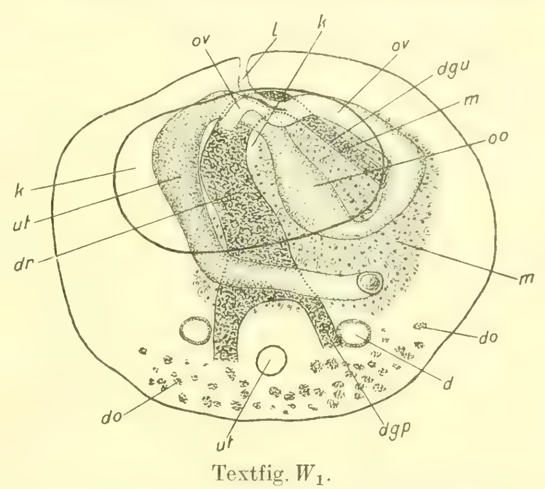
Textfig. V_1.

H. spathula (Crepl.) Dies. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Der rechte paarige Dottergang ist fortgelassen, ebenfalls kleinere transversale Windungen des aufsteigenden Uterusschenkels. 150 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. W_1.

Der ellipsoidische Pharynx ist 0,061 bis 0,090 mm lang und 0,050—0,068 mm breit; der Oesophagus ist 0,08—0,11 mm lang. Die bis 0,040 mm dicken Darmschenkel haben bis zum Haftzapfen (Fig. 4, *d*) einen Abstand von ungefähr 0,15—0,20 mm. In der Region dieses Organs liegen sie in der Lamelle in einer Entfernung, die etwa gleich der Breite des Haftapparates ist. Im vorderen Teil des Hinterkörpers beträgt ihr Abstand nur ungefähr 0,11 mm; weiter nach hinten entfernen sie sich wieder mehr.

Männliche Organe. Der vordere Hoden hat etwa querellipsoi-

dische Gestalt (Fig. 4, *h*), ist abgerundet und liegt ein kurzes Stück vom Vorderkörper entfernt größtenteils in der rechten Körperhälfte. Bei kleinen Tieren sind die Maße: Breite 0,23—0,26, Länge 0,15 bis 0,16 und Dicke 0,17—0,20 mm. Der hintere Hoden reicht fast bis zum Genitalatrium nach hinten (Fig. 4). Im Totalpräparat hat er ebenfalls querellipsoidische Form, in Querschnitten sieht man jedoch, daß er auf der Ventralfläche median mehr oder weniger tief eingeschnürt ist; doch kann man ihn nicht als hufeisenförmig bezeichnen. Seine Breite beträgt 0,28—0,34 mm, die Länge in der Hälfte, in welcher der vordere Hoden sich ausbreitet, 0,12—0,14, in der andern bis 0,18 mm; endlich der dorsoventrale Durchmesser schwankt zwischen 0,13 und 0,17 mm.



Textfig. W_1.

H. spathula (Crepl.) Dies. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Querschnitten. Der aufsteigende Uterusschenkel ist hinter dem vorderen Hoden abgeschnitten. Der Keimstock ist nur als Umriß gezeichnet. (Blick vom Vorderende.) 150:1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ds*, Dottersammelgänge; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *k*, Keimstock; *l*, LAURERscher Kanal; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; *ve*, Vas efferens.

Die Ursprungsstelle des hinteren Vas efferens liegt median ein wenig vor der Mitte der Ventralfläche des Hodens, die des vorderen anscheinend am Hinterende des Organs und nicht median, sondern in der rechten Körperhälfte. Der Verlauf der männlichen Leitungswege ist genau so wie bei *H. cochleare*. Eine kleine Abweichung besteht darin, daß die Vereinigungsstelle der Vasa efferentia etwas nach links gerückt ist.

Weibliche Organe. Für die Lage des Keimstocks und die Ursprungsstelle des Oviducts gilt dasselbe, was ich bei *H. cochleare* gesagt habe. Die Breite des Keimstocks beträgt 0,24—0,26 mm, die Länge 0,15—0,16 mm, der dorsoventrale Durchmesser 0,13—0,16 mm, er ist somit ungefähr ebenso groß wie der vordere Hoden (Fig. 4).

Der Oviduct verläuft zur linken Körperseite hinüber (Fig. W_1, *ov*), nimmt ein kleines Stück vor der Mitte des vorderen Hodens den un-

paaren Dottergang auf und tritt ins MEHLISsche Organ ein (Fig. V_1, *dgu* und *m*). Das Ootyp ist schräg dorsalwärts nach dem Hinterende gerichtet (Fig. V_1 und W_1, *oo*). Da der vordere Hoden einseitig liegt, kann das MEHLISsche Organ sich neben ihm entfalten; es reicht, wie schon erwähnt, bis in seine erste Hälfte nach vorn, hinter ihm breitet es sich hauptsächlich in der linken Körperhälfte aus. Die paarigen Dottergänge ziehen von ventral nach dorsal; jeder von ihnen geht aus einem langen Sammelrohr (Fig. V_1, *ds*) hervor, das nach beiden Körperenden ein Stück zu verfolgen war. Das Dotterreservoir liegt ziemlich symmetrisch zur Medianebene. Der Uterus steigt neben dem linken Darmschenkel auf (Fig. W_1, *ut*) und läßt zwischen Keimstock und vorderem Hoden einige kleinere Windungen erkennen (Fig. V_1, *ut*). Die Umkehr nach dem Hinterende erfolgt im letzten Abschnitt des Vorderkörpers. Der absteigende Uterus ist geradlinig.

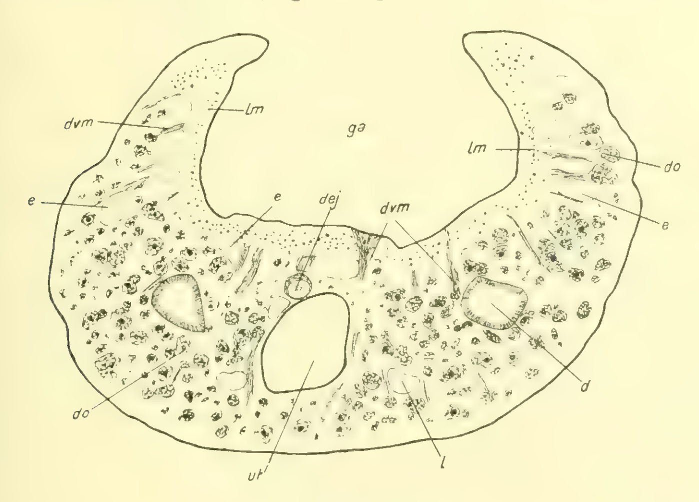
Nach MEHLIS nehmen die Dotterstöcke in den seitlichen Teilen des Vorderkörpers etwa das hintere Drittel ein und bedecken im Hinterkörper die ganze Ventralfläche (Fig. 4, *do*). Damit und auch mit meinen Beobachtungen stehen die Angaben von BRANDES in Widerspruch, nach welchem sie »im cylindrischen Teile an der Bauchseite bis zum ersten Hoden« hinabreichen sollen. Stets habe ich die Follikel vor dem Bauchsaugnapf gefunden, bei einigen Exemplaren erstrecken sie sich sogar bis zum Oesophagus.

Die Eier sind 0,099 mal 0,0595 mm groß.

Genitalatrium. Wie ich im geschichtlichen Teil gesagt habe, rechnet BRANDES unsre Art zu seiner Gattung *Diplostomum*, die u. a. dadurch charakterisiert sein soll, daß sich die »Ausmündung der Geschlechtswege nebeneinander auf dem Genitalkegel« befindet. Analog den andern Species dieser Familie war zu erwarten, daß die tatsächlichen Befunde damit in Widerspruch stehen würden, und dies ist auch der Fall, sogar ein Genitalkegel ist nicht vorhanden.

Die Genitalöffnung hat eine ähnliche Lage wie bei *H. cochleare*. Das Genitalatrium ist ein großer, breit trichterförmiger Hohlraum, der sich weit ins Körperinnere erstreckt (Fig. V_1, *ga*). Ein Querschnitt durch diese Region ist wieder halbmondförmig (Fig. X_1). Die dorsoventralen Muskelbündel (*dvm*) sind nicht so zahlreich wie bei *H. cochleare* (Fig. U_1), der Hautmuskelschlauch scheint hier kräftiger entwickelt zu sein als an andern Stellen des Körpers und ist darum befähigt, die Höhlung zu verkleinern. Die inneren Längsmuskeln setzen an die vordere Wandung des Atriums an, dessen Funktion saugnapfähnlich sein dürfte.

Exkretionsorgane. Am Vorderende des Tieres habe ich die Vereinigung der Längsstämme nicht verfolgen können, doch dürfte sie ähnlich wie bei andern Arten sein. Der mediane Kanal ist in der Höhe des Zapfens stark erweitert (Fig. 4, *e*), das seitliche Gefäßnetz des Vorderkörpers ist jedoch nur schwach entwickelt. Die Verbindung des letzteren mit dem Oberflächensystem des Hinterkörpers habe ich nicht auffinden können. Das Zentralgefäß teilt sich nach kurzem Verlauf. Der kleinere Dorsalstamm erweitert sich allmählich zum oberflächlichen Netzwerk des Hinterkörpers, der ventrale größere verringert sein Volumen und wird bald darauf durch den vorderen Uterusbogen in die beiden Uterusgefäße gespalten. Anfänglich sind diese beiden dorsal und ventral durch Anastomosen verbunden, weiter nach hinten anscheinend nur ventral. Das Oberflächensystem des Hinterkörpers reicht bis zu den Dotterstöcken nach ventral. Der Exkretionsporus liegt am Hinterende auf der Ventralfläche (Fig. V_1, *ep*).



Textfig. X_1.

H. spathula (Crepl.) Dies. Querschnitt durch das Genitalatrium. 200 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *do*, macerierte Dotterstockfollikel; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *ga*, Genitalatrium; *lm*, Längsmuskeln; *ut*, Uterus.

Wirte.

Im Darm von: *Accipiter nisus* (L.), M.S., W.S.; *Aquila chrysaetos* (L.), W.S.; *Aqu. melanaetus* (L.), W.S.; *Aqu. pomarina* Brehm, M.S.; *Asio accipitrinus* (Pall.), nach WOLFFHUEGEL (80); *A. otus* (L.), nach BREMSER (12) und WOLFFHUEGEL (80); *Astur palumbarius* (L.), W.S.; *Bubo bubo* (L.), nach v. LINSTOW (35); *Cerchneis merilla* (Gerini), nach DIESING (20); *Circaetus gallicus* (Gm.), nach DIESING (20); *Circus aeruginosus* (L.),

W.S., von STOSSICH (67, 69, 70, 71, 73) in Italien und von v. LINSTOW (37) bei Petersburg gefunden; *C. cyaneus* (L.), nach DIESING (20); *Falco cherrug* Gr., nach DIESING (20); *F. peregrinus* Tunst., nach DIESING (20) und von STOSSICH (69, 73) in Italien gefunden; *F. subbuteo* L., nach DIESING (20); *Haliaetus albicilla* (L.), nach DIESING (20); *Milvus korschun* (Gm.), nach CREPLIN (19) und WOLFFHUEGEL (80); *M. milvus* (L.), nach CREPLIN (19); *Vultur calvus* Scop., nach WOLFFHUEGEL; vielleicht auch *Archibuteo lagopus* (Brünn), nach CREPLIN (16); nach v. LINSTOW (35) angeblich *Gallinago gallinago* (L.). Nach WOLFFHUEGEL soll diese Art auch im Specht *spec.* vorkommen (Sammlung des zoologischen Museums zu Basel). Der von STILES und HASSALL[1]) angeführte und von LÜHE (40) bereits angezweifelte Wirt *Botaurus stellaris* (L.) gehört in der Tat nicht hierher, sondern zu *H. trilobum* (Rud.) Dies.

In Europa weit verbreitet.

7. H. ellipticum Brandes 1888.

Taf. VI, Fig. 5.

Geschichte.

Diese Art ist von BRANDES (6, 7) aus dem von NATTERER in Brasilien gesammelten Material aufgestellt worden. Eine Beschreibung gibt der Autor jedoch nicht, da man die wenigen Worte, es sind fünf gedruckte Zeilen, nicht als eine solche bezeichnen kann. Außerdem entsprechen diese Angaben stellenweise zu wenig den Tatsachen, so daß ein Erkennen der Art nur mit Hilfe der Etikette möglich ist.

Dasselbe Material aus *Coccygus cayanus* Tem. hatte ich aus dem Wiener Museum (Fl. IX, 549) zur Verfügung, doch war seine Erhaltung so schlecht, daß ich mir bei manchen Exemplaren nicht einmal über die Gestalt der Hoden klar werden konnte.

Körperform.

Die Länge beträgt 0,77—1,5 mm. Der Vorderkörper ist nur bei dem einen 1,5 mm großen Tier etwas länger als der Hinterkörper, bei den andern sind entweder beide Abschnitte ziemlich gleich wie in Fig. 5 oder der hintere ist größer. Die Maße sind: Vorderkörper 0,34—0,86 mm lang und 0,45—0,52 mm breit, Hinterkörper entsprechend 0,33—0,65 und 0,38—0,42 mm. Beide Teile sind nach BRANDES »schwach gegeneinander abgesetzt«. Dies widerspricht durchaus der Wirklichkeit

[1] Vgl. S. 147, Anmerkung.

(Fig. 5), denn stets sind sie scharf durch eine Einschnürung getrennt; die Breite ist hier nur 0,28—0,34 mm.

Der lamellöse Vorderkörper ist im Umriß sehr breit elliptisch (Fig. 5) oder auch langgestreckt eiförmig, bei kleinen Tieren ist seine ventrale Fläche von hinten nach vorn stark abgeschrägt (Fig. B_2). Der hintere und die seitlichen Ränder sind nach ventral gekrümmt (Fig. 5). Die Dicke des Vorderkörpers in den verschiedenen Regionen beträgt: im vordersten Abschnitt 0,09—0,13, in der Höhe des Bauchsaugnapfes 0,12—0,16, in der des Zapfens 0,24—0,34 und endlich hinter diesem 0,16—0,30 mm. Das Vorderende ist abgerundet (Fig. 5) und stark verjüngt, wenn der Körperteil eiförmig ist, sonst ohne besondere Kennzeichen. Kopfdrüsen habe ich nicht gefunden. Ziemlich in der Mitte des Vorderkörpers liegt der Haftzapfen (*z*), den BRANDES (7) folgendermaßen beschreibt: »Sehr groß, herzförmig, nur an den Seiten über die Verbindung mit dem eigentlichen Körper hinausragend«. Nach meinen Beobachtungen ist seine ventrale Fläche niemals »herzförmig«, sondern querelliptisch oder kreisförmig, 0,18—0,30 mm lang und 0,22—0,30 breit. Oft ist sie ähnlich nach vorn abgeschrägt wie der ganze Körperteil (Fig. B_2, *z*), entweder fast plan (Fig. B_2) oder in der Mitte tief eingesenkt (Fig. 5) oder auch median tief gefurcht. Entgegen BRANDES ragt der Haftapparat vorn weit (Fig. B_2) und an den Seiten kaum frei hervor, von der hinteren Kante ab geht er allmählich in den Körper über (Fig. B_2, 5, *z*).

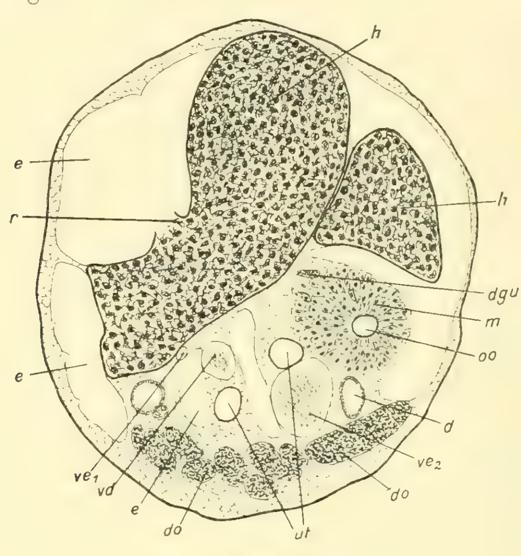
Der Hinterkörper hat ellipsoidische Gestalt (Fig. 5), das Hinterende ist abgerundet, mitunter etwas verjüngt. Auf der Dorsalfläche führt eine kleine querelliptische Vertiefung ins Genitalatrium (Fig. Z_1, *ga*), das bei dieser Art weiter nach vorn verlagert ist als bei andern Hemistominen.

Anatomie.

(Die Beschreibung gilt für die Rechtslage des MEHLISschen Organs.)

Saugnäpfe und Darm. Die beiden Saugnäpfe sind ungefähr gleich groß, der Pharynx ist etwas kleiner. Der Mundsaugnapf ist 0,038—0,086 mm lang und 0,038—0,097 breit. Der Bauchsaugnapf ist 0,16—0,18 mm vom Vorderende entfernt und nicht sichtbar, da er im Scheitel des Winkels liegt (Fig. Z_1, *s*), den der frei nach vorn überragende Zapfen mit dem Körper bildet. Der Bauchsaugnapf hat eine Länge von 0,036—0,086 mm und Breite von 0,040—0,095 mm. Der Pharynx ist 0,040—0,072 mm lang und 0,017—0,049 mm breit. Die Länge des Oesophagus beträgt 0,032—0,040 mm, die Dicke der Darm-

schenkel 0,016—0,029 mm. In der Höhe des Bauchsaugnapfes schwankt ihr Abstand zwischen 0,063 und 0,099 mm, in der Region des Zapfens zwischen 0,13 und 0,17 mm. Im vordersten Abschnitt des Hinterkörpers ist ihre Entfernung mit ungefähr 0,13 mm geringer als in den andern dahinter liegenden Regionen, in denen sie ungefähr 0,17 mm beträgt.



Textfig. Y_1.

H. ellipticum Brandes. Querschnitt durch den vorderen Hoden vor dem Ursprung seines Vas efferens. Gleichzeitig ist der linke, nach vorn ragende Schenkel des hinteren Hodens getroffen. (Blick vom Vorderende). 150 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *oo*, Ootyp; *r*, Riss in der Hodenwandung; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_1 und ve_2 Vasa efferentia.

Männliche Organe. Der erste Hoden erstreckt sich von der Mitte des Hinterkörpers bis zum Vorderkörper; der vordere Rand des zweiten reicht in der linken Hälfte bis zur Mitte des Hinterkörpers, in der rechten viel weiter nach vorn (in Fig. Y_1, *h*, links, da Amphitypie besteht), der hintere Rand ragt kaum ins letzte Drittel des Abschnitts hinein. Beide Hoden sind grob gelappt. Die Gestalt des vorderen ist gegenüber den meisten Hemistominen abweichend, da sein größter Teil in der linken Körperhälfte liegt (Fig. Y_1, *h*, rechts). Nach ventral erstreckt er sich bis zu dem betreffenden Darmschenkel, nach dorsal bis zur Körperwand. Der größte Durchmesser des Hodens liegt dorsoventral und beträgt 0,21—0,32 mm, die Breite erreicht 0,22 mm, die Länge 0,17—0,28 mm. Der hintere Hoden zeigt Ähnlichkeit mit andern Arten, da er hantelförmig gestaltet ist. Ein Querschnitt durch seine

Mitte läßt nämlich median eine ventrale und dorsale Einschnürung erkennen. Die Schenkel sind keineswegs gleich groß; der linke ist, da hier der vordere Hoden weit nach hinten reicht, verhältnismäßig kurz im Gegensatz zum rechten, der sich weit nach vorn erstreckt. Die hintere Fläche des Hodens ist median stark eingeschnürt, die vordere anscheinend nicht. Die Breite beträgt 0,34—0,38 mm, der dorsoventrale Durchmesser 0,21—0,30 mm, der linke Schenkel ist ungefähr 0,18 mm lang, der rechte bis 0,26. In der Medianebene zeigt die Verbindung der beiden Schenkel eine Länge von 0,07—0,10 und Dicke von 0,08—0,13 mm.

Entsprechend der abweichenden Lage und Gestalt des vorderen Hodens scheint auch die Ursprungsstelle seines Vas efferens an einer andern Stelle zu sein; ich habe sie zwar bei den macerierten Tieren nicht finden können, doch glaube ich, daß sie auf der ventralen Fläche des Hodens liegt, da von hier das Vas efferens herkommt. Die Ursprungsstelle des hinteren Vas efferens ist in der ventralen Medianfurche des Hodens zu suchen. Der vordere Kanal verläuft teilweise neben dem linken Darmschenkel (in Fig. Y_1, rechts, ve_1) nach vorn, der hintere (ve_2) neben dem rechten (bzw. linken); die Vereinigung beider erfolgt in der Mitte eines Körperquerschnitts. Die Vesicula seminalis zeigt deutlich zwei Umbiegungen und breitet sich vollständig in der dorsalen Körperhälfte aus. Die letzte Strecke liegt dorsal von den andern Windungen.

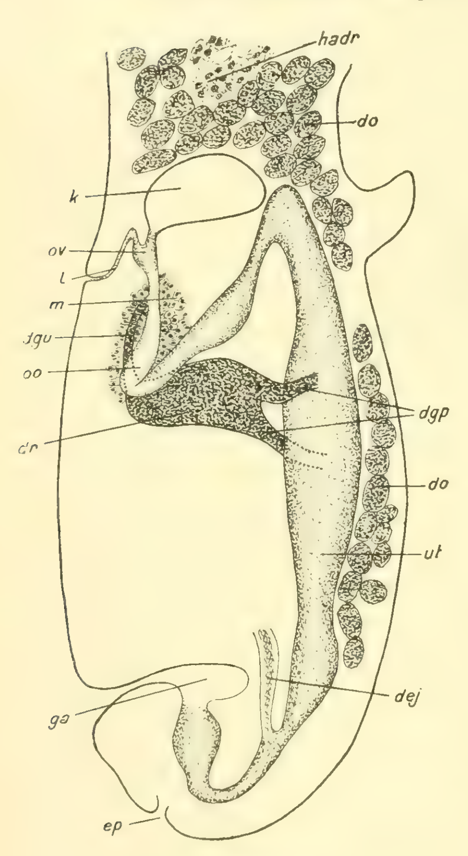
Weibliche Organe. Der kleine querellipsoidische Keimstock findet sich auf der Grenze von Vorder- und Hinterkörper oder mit dem größten Teil in einem von beiden (Fig. Z_1, k). Stets liegt er ein wenig nach rechts und fast ganz in der Dorsalhälfte (Fig. A_2, k). Die Breite beträgt 0,14—0,18 mm, die Länge 0,054—0,063, die Dicke 0,09 bis 0,11 mm.

Der Oviduct entspringt etwa in der Medianebene des Keimstocks an seinem hinteren dorsalen Rand (Fig. Z_1 und A_2, *ov*). Nach kurzem Verlauf nimmt er in der rechten Körperhälfte den unpaaren Dottergang (*dgu*) auf und tritt ins Mehlissche Organ (*m*) ein, das hier in der Höhe des vorderen Hodens in der rechten Körperhälfte zu suchen ist. Bemerkenswert ist, daß es nur sehr wenig in die Breite entwickelt ist. Das Ootyp ist schräg nach dem Hinterende gerichtet (*oo*), das Dotterreservoir (*dr*) liegt in der Mitte des Körperquerschnitts, die paarigen Dottergänge (*dgp*) verlaufen von ventral nach dorsal. Der aufsteigende Uterusschenkel (*ut*) zieht von der rechten Körperhälfte nach und nach zur Medianebene und dann in dieser bis zum Keimstock, in dessen Nähe

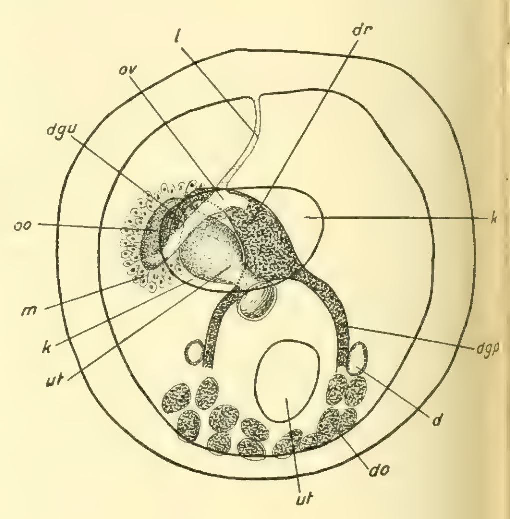
die Umkehr nach dem Hinterende erfolgt. Der absteigende Uterusschenkel ist geradlinig.

Die Dotterstöcke (Fig. 5, *do*) reichen im Vorderkörper bis über den Haftzapfen nach vorn, im Hinterkörper nehmen sie den mittleren Teil der Ventralfläche ein, am Hinterende sogar die ganze.

Die Eier haben eine Länge von 0,083 mm und Breite von 0,052 mm.



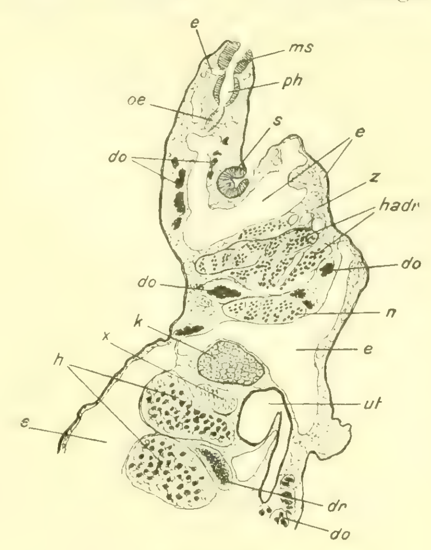
Textfig. Z_1.
H. ellipticum Brandes. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. 150 : 1. KRAUSE gez.



Textfig. A_2.
Dasselbe aus Querschnitten. Auf- und absteigender Uterusschenkel sind in der Mitte des vorderen Hodens abgeschnitten. Die äußere Körperumgrenzung ist einem Querschnitt durch das Dotterreservoir, die innere einem Querschnitt durch die Ausmündung des LAURERschen Kanals entnommen. Der Keimstock ist nur als Umriß gezeichnet (Blick vom Vorderende). 150 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *hadr*, Haftapparatdrüse; *k*, Keimstock; *l*, LAURERscher Kanal; *m*, MEHLISsches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus.

Genitalatrium. Das Genitalatrium (Fig. Z_1, *ga*) ist auf der Dorsalfläche ziemlich weit, mitunter sogar bis auf fast zwei Drittel der Länge des Hinterkörpers nach vorn verlagert. Es stellt einen tiefen Hohlraum dar, der im Frontalschnitt querelliptisch aussehen dürfte, und sich bis zur Mitte von Ventral- und Dorsalfläche des Hinterkörpers

erstreckt. Die Genitalöffnung liegt in der hinteren Wandung des Atriums, das stets ventral davon einen kleinen Blindsack bildet. Ein Genitalkegel ist nicht vorhanden. Von der Wandung der Höhlung strahlen zahlreiche dorsoventrale Muskelbündel aus. Die Funktion des Atriums ist vermutlich saugnapfähnlich.



Textfig. B_2.

H. ellipticum Brandes. Medianschnitt durch den Vorderkörper und die vordere Hälfte des Hinterkörpers bis zum zweiten Hoden (einschließlich). (Stark maceriert.) 100 : 1. G. BURDACH gez. *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *hadr*, Haftapparatdrüse; *k*, Keimstock; *ms*, Mundsaugnapf; *n*, Kern; *oe*, Oesophagus; *ph*, Pharynx; *s*, Bauchsaugnapf; *ut*, Uterus; *x*, Vas deferens oder Vas efferens; *z*, Zapfen.

Exkretionsorgane. Am Vorderende des Körpers waren die Gefäße nicht gut zu verfolgen, doch wird ihre Anordnung ähnlich wie bei andern Arten sein. In Fig. B_2, einem Medianschnitt, ist der mediane Längsstamm getroffen, der zur Ventralfläche des Haftapparats abgehende Kanal, der daraus entstehende subcutane Plexus und das Zentralgefäß, das sich unmittelbar vor dem Keimstock teilt. Das seitliche Netzwerk des Vorderkörpers geht in den ventralen Teil des Zentralgefäßes über, das sich in der Höhe des Keimstocks in die Uterusgefäße spaltet. Am Hinterende waren diese nicht mehr zu erkennen, ebenso nicht das Oberflächensystem. Der Exkretionsporus liegt am Hinterende auf der Dorsalfläche (Fig. Z_1, *ep*).

Wirte.

Nur einmal im Darm von *Coccygus cayanus* Tem. in Brasilien gefunden, W.S.

8. H. clathratum Dies. 1850.

Taf. VI, Fig. 7.

Geschichte.

Diese Art ist von DIESING (20) aus dem von NATTERER in Brasilien gesammelten Material aufgestellt. Er rechnet sie zu seiner Gattung *Hemistomum*, zu der sie auch bis heute gezählt wird. Die erste kurze Beschreibung findet sich in seinem »Systema helminth.« (20) und ent-

hält fast nur Längenangaben. Zu erwähnen wäre noch, daß er den Haftzapfen als Hoden anspricht. In zwei späteren Arbeiten (21, 22), geht der Autor auch auf die Körperformen ein und liefert in der ersten außerdem zwei treffliche Habitusabbildungen ([21], Taf. I, Fig. 14, 15). Hervorzuheben ist, daß die Beschreibung den wirklichen Verhältnissen entspricht, und ganz besonders gilt dies von den Figuren.

Im Gegensatz dazu finden sich bei BRANDES (6, 7), der als zweiter über diese Art gearbeitet hat, viel Irrtümer, Widersprüche und gar nicht den Tatsachen entsprechende Angaben, so daß nur wenig Richtiges übrig bleibt. Auf die einzelnen Punkte komme ich später zurück, vorwegnehmen will ich nur, daß sich der Autor in dem jugendlichen Tier ([7], Taf. XL, Fig. 6) geirrt hat, das in Wirklichkeit eine neue Art ist, das *H. pseudoclathratum* dieser Arbeit.

Aus dem Wiener Museum stand mir dasselbe Material aus *Lutra brasiliensis* Zimm. (Fl.10) zur Verfügung, doch war es sehr schlecht erhalten.

Körperform.

Die Länge der von mir gemessenen Tiere beträgt 4,1—5 mm. DIESING gibt sie mit drei Linien = 6,5 mm an, nach seiner Figur ([21], Taf. I, Fig. 14) ist sie 6,2 mm; BRANDES läßt die Tiere bis 7 mm lang werden. Der Körper ist gestreckt (Fig. 7), oder das Vorderende ist etwas nach dorsal zurückgebogen. Der Vorderkörper ist gegen den bedeutend dünneren Hinterkörper ziemlich scharf abgegrenzt, häufig ist sogar zwischen beiden Teilen eine geringe Einschnürung vorhanden. Die Länge des ersteren ist 2,6—3,2, nach DIESINGS Figuren 4,2 mm, die des letzteren 1,6—1,8, nach den Figuren 2,0 mm. Somit ist der Vorderkörper ungefähr doppelt so lang wie der Hinterkörper. DIESING hat dies richtig beobachtet, bei BRANDES ist jedoch sonderbarerweise der »Vorderkörper ein wenig länger als der hintere«. Die Breite des Vorderkörpers ist 0,95—1,1 nach DIESINGS Figuren 1,5 mm, die des Hinterkörpers entsprechend 0,65—0,77 und 0,88 mm. Die letztere beträgt also stets mehr als die Hälfte und weniger als $^2/_3$ des Vorderkörpers.

Der Umriß des Vorderkörpers gleicht einer langgestreckten Ellipse (Fig. 7). Bei keinem Exemplar habe ich die seitliche Kontur so parallel gefunden, wie es BRANDES (7) andeutet, stets ist die größte Breite in der Mitte. Der ganze Abschnitt ist sehr dünn und lamellös (Fig. G_2), die Dicke beträgt ungefähr 0,12 mm. Die seitlichen Ränder sind stets nach ventral eingeschlagen, so daß die ganze Ventralfläche teilweise oder fast ganz von ihnen verdeckt werden kann (Fig. 7). Nach hinten zu läßt sich der Rand des Vorderkörpers bis in die Nähe des Hinterkörpers

über den Zapfen hinaus als deutliche Kontur verfolgen, wie es DIESING auch richtig andeutet. Anders ist es in der Figur von BRANDES ([7], Taf. XL), wo sie ein kurzes Stück vorher aufhört. Seitlich vom Mundsaugnapf deutet BRANDES jederseits eine kleine, kerbenartige Vertiefung an, die Ausmündungsstelle der Kopfdrüsen; infolgedessen erscheint das Vorderende schwach dreilappig. In dem von mir abgebildeten Tier (Fig. 7) ist dies Merkmal nicht ausgeprägt. Den größten Teil der Ventralfläche nimmt der mächtig entwickelte Zapfen ein (z), dessen Länge 2,2—2,7 und Breite 0,69—0,73 mm ist, in DIESINGS Figuren entsprechend 3,25 und 0,83 mm; er bedeckt somit $^3/_4$ der Länge der ganzen Ventralfläche des Vorderkörpers. Sein Vorderende ist vom vorderen Körperpol 0,3—0,4, nach DIESINGS Figuren 0,55 mm entfernt. Die Gestalt des Zapfens ist von BRANDES richtig wiedergegeben. Das Organ hat infolge einer medianen Furche die Form von zwei Längswülsten (Fig. G_2, z), deren Seiten ungefähr parallel verlaufen, Vorder- und Hinterende sind abgerundet. Vorn und an den Seiten (Fig. G_2) ragt der Zapfen frei hervor, so daß er auf Querschnitten einem Pilzhut mit kurzem Stil ähnlich sieht. Die Breite der Verbindungsbrücke des Haftapparats und des lamellösen Körpers beträgt vorn nur ungefähr $^1/_3$ des Zapfens; weiter nach hinten nimmt sie jedoch zu (Fig. G_2), erreicht aber nicht den Querdurchmesser desselben. Die Dicke des Körpers mit Haftorgan beträgt im vorderen Teil etwa 0,43—0,52, im hinteren bis 0,60 mm, die mediane Furche des Zapfens ist 0,086—0,15 mm tief. Die ganze Dorsalfläche des Vorderkörpers ist mehr oder weniger stark konkav (Fig. G_2), nach DIESINGS Figuren erscheint sie jedoch convex.

Der Hinterkörper (Fig. 7) hat zylindrische Gestalt und ist meist durch eine geringe Einschnürung vom Vorderkörper abgegrenzt. Eine solche findet sich auch häufig zwischen beiden Hoden, sehr selten eine andre hinter dem zweiten. Das Ende ist abgerundet. Auf der Dorsalfläche nahe demselben liegt der Eingang ins Genitalatrium (Fig. E_2, *ga*), der quer spaltförmig (Fig. 7, *ga*) oder mehr oder weniger querelliptisch ist. Mitunter ist der kleine, niedrige Genitalkegel darin sichtbar, wie es z. B. DIESING in einer Figur abbildet.

Anatomie.

(Die Beschreibung gilt für die Rechtslage des MEHLISschen Organs.)

Saugnäpfe und Darm. Über diese Organe sagt BRANDES: »Bauchsaugnapf ziemlich klein, meist unter dem vorderen Theile des Zapfens versteckt. Mundsaugnapf und Pharynx ansehnlich«. Diese Angaben stehen in Widerspruch mit seinen Abbildungen ([7], Taf. XL,

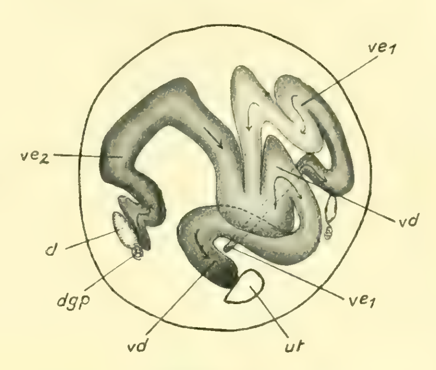
Fig. 11 und 12), denn der Pharynx ist hier erheblich größer, der Bauchsaugnapf nur wenig kleiner als der Mundsaugnapf. Erwähnt kann noch werden, daß die Größen dieser Organe in beiden Figuren nicht übereinstimmen.

Nach meinen Beobachtungen erscheint der Mundsaugnapf gegenüber dem Pharynx fast rudimentär, seine Länge beträgt 0,031—0,072, die Breite 0,056—0,090 mm. Der Bauchsaugnapf ist 0,39 mm vom Vorderende entfernt und liegt stets in dem Scheitel des Winkels, den der weit nach vorn überragende Zapfen mit dem dünnen Vorderkörper bildet, infolgedessen ist er immer vom Haftorgan verdeckt. Die Breite des Saugnapfes schwankt zwischen 0,055—0,072 mm, die Länge von 0,036—0,045 mm.

Im Gegensatz zum Mundsaugnapf ist der Pharynx ganz ungemein groß, so daß er schon Diesing ([21]), Taf. I, Fig. 14, 15) aufgefallen ist; er liegt dicht unter der ventralen Körperwand. Die Gestalt ist breit ellipsoidisch, nach Diesings Abbildungen fast kugelförmig. Die Länge beträgt 0,13—0,19, die Breite 0,11—0,155 mm, nach Diesing würde der Durchmesser etwa 0,2 mm sein. Der Oesophagus weist eine Länge von 0,06—0,09 mm auf. Die Darmschenkel sind in der Höhe des Bauchsaugnapfes 0,06 mm voneinander entfernt. In der Region des Haftapparates liegen sie in der schmalen Verbindung des Zapfens (Fig. G_2, *d*) mit der Lamelle. Im vorderen Teil ist ihr Abstand nur etwa 0,035 mm, weiter nach hinten gehen sie bis auf 0,13 mm auseinander, ihr Lumen beträgt hier bis 0,11 mm; im letzten Teil der Haftwülste biegen die Schenkel in die Lamelle zurück. Allmählich wird jetzt ihre Entfernung größer und erreicht stellenweise im Hinterkörper 0,52 mm. Im großen und ganzen ist ihr Verlauf hier ziemlich parallel und stark seitlich (Fig. D_2, *d*), ihr Durchmesser ist nicht so groß wie im Vorderkörper.

Männliche Organe. Die mächtigen Hoden nehmen den größten Teil des Hinterkörpers ein, da sie sich fast von seinem Vorderende bis zum Genitalatrium erstrecken und beinahe die ganze Breite ausfüllen (Fig. 7, *h*). Der vordere erscheint im Totalpräparat unregelmäßig querellipsoidisch oder auch fast kuglig wie der hintere; bei beiden sind mitunter Längsrillen erkennbar. Das Hinterende der Organe ist etwa von der Körpermitte aus strahlenartig (Fig. D_2, *h*) eingeschnürt, so daß es in vier bis fünf verschieden große Lappen geteilt wird. Diese Furchen, von denen eine ungefähr median auf der Ventralfläche liegt, verlaufen meridianähnlich nach vorn, werden jedoch allmählich flacher und sind am vordersten Ende nicht mehr vorhanden. Der zweite Hoden zeigt von dem eben beschriebenen Schema insofern eine Abweichung,

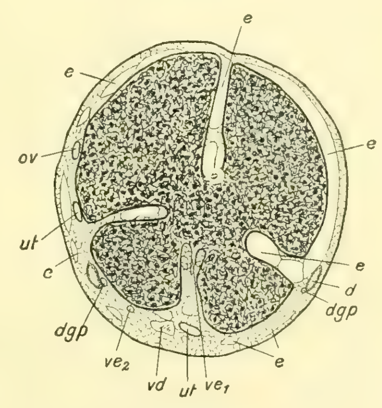
als die ventrale Rille in ihrem vorderen Teil verhältnismäßig tief, die andern dagegen recht flach sind. Infolgedessen scheint der Hoden hier hufeisenähnlich zu sein und verrät dadurch eine kleine Ähnlichkeit mit denen andrer Hemistominen und vor allem mit *H. pseudoclathratum.* Die Maße des ersten Hodens sind: Länge 0,39 bis 0,56 mm, Breite 0,56—0,66 mm, dorsoventraler Durchmesser 0,52—0,63 mm; die des zweiten in derselben Reihenfolge 0,54 bis 0,73, 0,60-0,73 u. 0,52-0,65 mm.



Textfig. C_2.

H. clathratum Dies. Rekonstruktion der männlichen Leitungswege vor dem vorderen Hoden, aus Querschnitten. (Blick vom Vorderende). 60 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe unten.

Die Vasa efferentia entspringen nahe dem Hinterende der Hoden in der ventralen Rille (Fig. D_2, ve_1), wo auch beide aufsteigen. Das hintere Vas efferens verläuft in der Höhe des vorderen Hodens zwischen Darm und Uterus nach vorn (Fig. D_2, ve_2). Vor dem vorderen Hoden winden sich beide Kanäle sehr stark, namentlich sind viele kleinere Bögen vorhanden (Fig. C_2, ve_1, ve_2). Das vordere Vas efferens zieht zur linken, das andre zur rechten dorsalen Körperseite hinüber, wo sie umbiegen und ungefähr in der Mitte des Körperquerschnitts das Vas deferens (*vd*) entstehen lassen. Dieses zeigt gegenüber allen Arten Besonderheiten, da es nämlich bis zur Mitte des hinteren Hodens rechts neben dem absteigenden Uterusschenkel verläuft (Fig. D_2, *vd*) und erst von da an dorsal von ihm in der Medianebene. Abweichend ist ebenfalls eine kleine Aufknäuelung des Kanals zwischen den Hoden. Die Vesicula seminalis breitet sich größtenteils in der dorsalen Körperhälfte aus

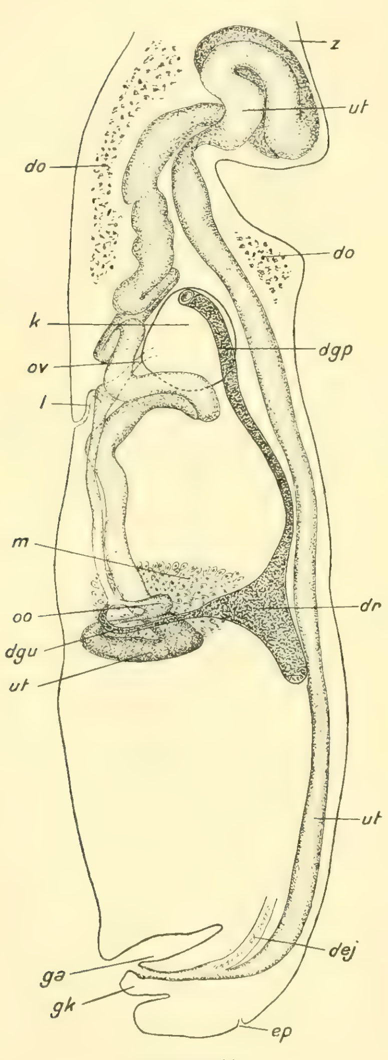


Textfig. D_2.

H. clathratum Dies. Querschnitt durch die hintere Hälfte des vorderen Hodens mit der Ursprungsstelle seines Vas efferens. Die Exkretionsgefäße waren nicht mit Sicherheit festzustellen. (Blick vom Vorderende). 60 : 1. KRAUSE gez. *d*, Darmschenkel; *dgp*, paarige Dottergänge; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *ov*, Oviduct; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_1 und ve_2, Vasa efferentia.

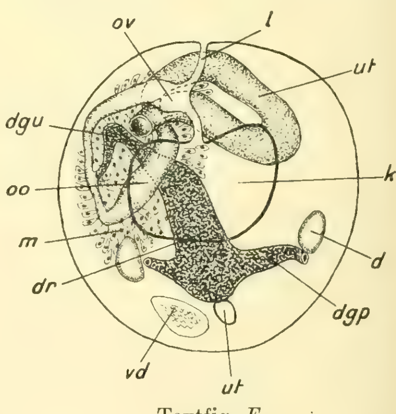
und windet sich etwas stärker als bei den andern Hemistominen (z. B. Fig. K_2, *vs*).

Weibliche Organe. Der querellipsoidische Keimstock liegt symmetrisch auf der Grenze von beiden Körperteilen ziemlich genau in der Mitte des Körperquerschnitts (Fig. 7, E_2, F_2, *k*). Seine Maße sind etwa: Breite 0,32 mm, Länge 0,19 mm, dorsoventraler Durchmesser 0,19 mm. Der Oviduct (*ov*) entspringt median in der dorsalen, zweiten Hälfte des Keimstocks und verläuft etwa parallel zur Körperwand dicht über der Dorsalfläche des vorderen Hodens (Fig. D_2, *ov*) in der rechten Körperhälfte nach hinten. Unmittelbar hinter diesem nimmt er den unpaaren Dottergang auf (Fig. E_2, F_2, *dgu*). Das Ootyp (*oo*)



Textfig. E_2.

H. clathratum Dies. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Kleinere transversale Uteruswindungen sind fortgelassen, ebenfalls der linke paarige Dottergang. Die Dotterstockfollikel, die im vorderen dorsalen Teil der Figur gezeichnet sind, sollen die Lage der seitlichen Follikelzipfel andeuten (vgl. Fig. 7). 70 : 1. Krause gez.



Textfig. F_2.

Dasselbe aus Querschnitten. Der Keimstock ist nur als Umriß gezeichnet. Der aufsteigende Uterusschenkel ist hinter dem vorderen Hoden abgeschnitten. (Blick vom Vorderende). 60 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel; *k*, Keimstock; *l*, Laurerscher Kanal; *m*, Mehlissches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; *z*, Zapfen.

ist schräg nach dorsal gerichtet. Das MEHLISsche Organ (*m*) breitet sich in der rechten Körperhälfte hauptsächlich zwischen den beiden Hoden aus, und nur ein kleinerer Teil reicht ein kurzes Stück zwischen Körperwand und dem ersten Hoden nach vorn; nach ventral erstreckt es sich bis zum Darmschenkel. Die paarigen Dottergänge, die mitunter im Totalpräparat zu erkennen sind, nehmen ihren Ursprung im Vorderkörper und verlaufen auf der Ventralfläche der Darmschenkel (Fig. D_2, E_2, *dgp*) nach hinten und biegen im hintersten Teil des MEHLISschen Organs zur Medianebene um (Fig. F_2). Das Dotterreservoir (*dr*) liegt in seinem dorsalen Teil in der rechten Körperhälfte und zeigt gegenüber allen andern Arten eine bemerkenswerte Besonderheit. Es hat nämlich einen großen Blindsack, der in der tiefen, medianen Ventralfurche des zweiten Hodens ein Stück nach hinten reicht (Fig. E_2, *dr*). Der aufsteigende Uterusschenkel verläuft in der Höhe des vorderen Hodens nahe der Körperwand auf der rechten Seite zwischen Oviduct und Darmschenkel (Fig. D_2, *ut*). Vor dem Hoden fängt er an (Fig. E_2, *ut*), zahlreiche kleinere und größere Schlingen zu bilden, und zieht bis in den Haftapparat (*z*) hinein, wo er ein kleines Knäuel bildet. Der aufsteigende Uterusschenkel liegt nahe der ventralen Körperwandung, ist geradlinig und wendet sich am Hinterende nach dorsal.

Die Dotterstöcke (Fig. 7, *do*) breiten sich größtenteils im Vorderkörper und auf der Grenze von diesem und dem Hinterkörper aus, nur zwei kleinere, seitliche Zipfel ragen in den letzteren etwa bis zum Keimstock hinein. Im lamellösen Teil des Vorderkörpers finden sie sich auf der ventralen Fläche im hintersten, auf der dorsalen in den beiden letzten Dritteln. Das Haftorgan ist fast ganz von ihnen ausgefüllt; freigeblieben sind nur ein vorderer und hinterer Abschnitt, in denen der Haftdrüsenkomplex und das Uterusknäuel liegen.

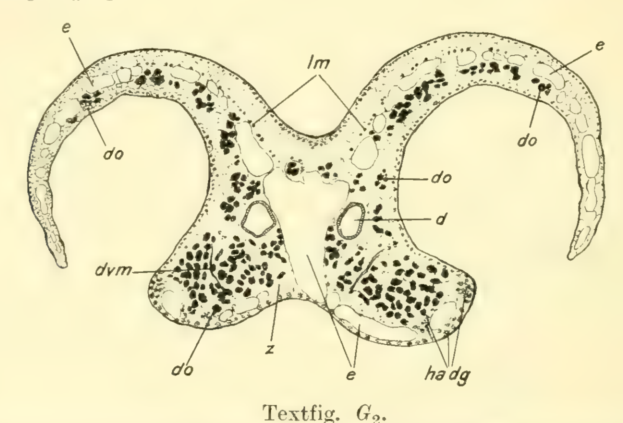
Die Eier sind 0,10 mm lang und 0,057 breit.

Genitalatrium. Das Genitalatrium (Fig. E_2, *ga*) erstreckt sich bis zur Mitte von Ventral- und Dorsalfläche ins Körperinnere. Der Hohlraum ist jedoch ungleichmäßig verteilt, da der nach dorsal gerichtete Genitalkegel (*gk*) die hintere Wand des Atriums einnimmt. Infolgedessen sieht man im Medianschnitt vor diesem eine tiefe Höhlung, gegen welche die dahinter liegende fast ganz zurücktritt. Die Genitalöffnung liegt nicht an der Spitze, sondern in der vorderen Hälfte des Genitalkegels, der wie bei *H. pseudoclathratum* vorgestülpt werden dürfte.

Nach v. LORENZ (6, 7) soll eine »Genitaldrüse« (gemeint ist wohl eine Prostatadrüse) vorhanden sein, doch ist dies ein Irrtum.

Exkretionsorgane. Im Vorderkörper scheinen keine seitlichen

Längsgefäße vorhanden zu sein. Die medianen dorsoventralen Kanäle (Fig. G_2, *e*), sind im Zapfen stets deutlich sichtbar (Fig. 7, *e*). Das Zentralgefäß verhält sich ebenso wie bei *H. pseudoclathratum* (s. weiter unten). Die Uterusgefäße vereinigen sich oft, liegen dorsal vom Uterus (Fig. D_2, *e*) und sind bis zum Exkretionsporus zu verfolgen. Das Oberflächensystem des Hinterkörpers scheint auch die Längsrillen der Hoden (Fig. D_2) einzunehmen, sonst bietet es anscheinend keine Besonderheiten. Der Exkretionsporus liegt am Hinterende auf der Ventralfläche (Fig. E_2, *ep*).



Textfig. G_2.

H. clathratum Dies. Querschnitt durch den Vorderkörper; gleichzeitig ist ein dorsoventrales Exkretionsgefäß getroffen. Stark maceriert. 60 : 1. G. Burdach gez. *d*, Darmschenkel; *do*, Dotterstockfollikel; *hadg*, oberflächlich liegendes Drüsengewebe des Haftapparates; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *lm*, Längsmuskeln; *z*, Zapfen.

Wirte.

Nur einmal im Darm von *Lutra brasiliensis* Zimm. in Brasilien gefunden. W.S.

9. H. pseudoclathratum n. sp.

Taf. VI, Fig. 6.

Geschichte.

Diese Art ist in der Arbeit von Brandes (7) auf Taf. XL. in Fig. 6, die v. Lorenz gezeichnet hat, irrtümlich als jugendliches *H. clathratum* Dies. abgebildet. Auffallend ist zunächst, daß diese »Jugendform« schon Geschlechtsreife erlangt hat, da im Uterus Eier eingezeichnet sind. Auch sonst muß man beim Vergleich mit Fig. 11 auf Taf. XL (7), das die »ausgewachsene Form« des *H. clathratum* darstellt, auf den Gedanken kommen, daß zwei Species vorliegen, da der ganze Habitus, die Gestalt der Hoden, das Längenverhältnis der Körper-

teile in beiden Abbildungen zu sehr verschieden ist. Vielleicht hat außer einigen Ähnlichkeiten der gleiche Wirt, *Lutra brasiliensis* die Autoren zu ihrer Ansicht bestimmt. Die oben genannte Fig. 6 gibt bis auf einige Irrtümer, auf die ich später zurückkomme, die Körperformen und auch einige anatomische Verhältnisse richtig wieder.

Die Erhaltung war sehr schlecht, so daß an eine histologische Bearbeitung nicht gedacht werden konnte. Der Beschreibung und den Zeichnungen liegen Exemplare aus der W. S. (Fl. 15) aus *Lutra brasiliensis* Zimm. zugrunde.

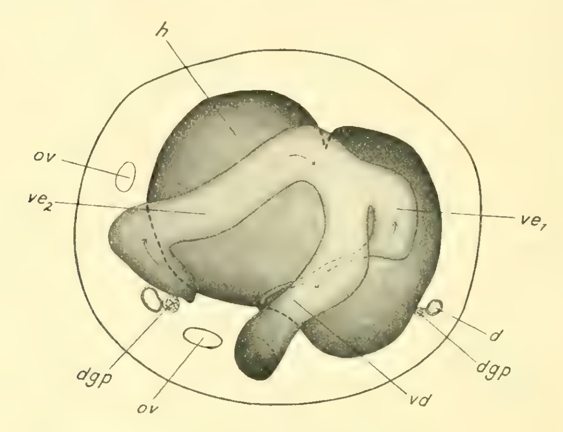
Körperform.

Die Länge beträgt 2,2—2,6 mm. Die Tiere sind entweder gestreckt (Fig. 6), oder der Vorderkörper, bzw. allein das Vorderende sind etwas nach dorsal zurückgebogen. Der Vorderkörper ist 1,2—1,45 mm lang und somit etwas größer als der 1,0—1,2 mm lange Hinterkörper.

Der Vorderkörper ist im Umriß ungefähr elliptisch (Fig. 6), die größte Breite schwankt zwischen 0,60 und 0,71 mm und liegt etwa in der Mitte. Das Vorderende ist abgerundet und etwas verjüngt, der ganze Teil lamellös und ausgehöhlt (Fig. O_2, 6). Die seitlichen Ränder sind stets nach ventral gekrümmt, jedoch können sie wegen ihrer geringen Breite und wegen des hervorragenden Haftzapfens (Fig. O_2, *z*) nicht so weit umgeschlagen werden, daß sie sich berühren. Am Hinterkörper ragt der lamellöse Rand des Vorderkörpers median nicht frei hervor, da er hier fast ganz in den Körper übergeht (Fig. L_2, *la*). Die Ventralfläche des Vorderkörpers (Fig. 6) ist wie bei *H. clathratum* (Fig. 7) größtenteils von dem Haftorgan (*z*) bedeckt, das jedoch lange nicht so mächtig entwickelt ist wie bei jener Art. Der vordere Rand des Zapfens ist oft gekerbt und ragt stets frei hervor (Fig. P_2, *z*). Im hinteren Teil geht der Zapfen in den Körper über (Fig. P_2, 6), ebenso an den etwa parallel laufenden Seiten, die abgeschrägt sind (Fig. O_2, *z*); in seiner Medianebene ist eine nicht tiefe Rille vorhanden. Die Länge des Haftapparates erreicht nicht ganz $^3/_4$ von der des Vorderkörpers, sie beträgt 0,68—1,0 mm, die Breite 0,30—0,345 mm. Seitlich vom Mundsaugnapf und etwas vom Vorderrand entfernt, finden sich ventral zwei kleine, grubenartige Vertiefungen, in denen die Kopfdrüsen ausmünden (Fig. 6, *kdr*). Die Dicke des Vorderkörpers beträgt: im lamellösen Teil in der Höhe des Bauchsaugnapfes etwa 0,095, im Haftzapfen ungefähr 0,21—0,26, hinter diesem 0,23—0,28 mm.

Der Hinterkörper ist scharf abgesetzt, da seine Breite im vorderen Teil verhältnismäßig gering ist (Fig. 6), sie beträgt hier nur 0,32 bis

0,345 mm und ist somit nur etwa halb so groß wie die des Vorderkörpers. Weiter nach hinten wird der Körperteil allmählich dicker und erhält zylindrische Gestalt, seine größte Breite ist 0,39—0,50 mm. Das Ende ist abgerundet und nahe dabei auf der Dorsalfläche der querspaltförmige oder querelliptische Eingang ins Genitalatrium sichtbar (Fig. L_2, *ga*).



Textfig. H_2.

H. pseudoclathratum n. sp. Rekonstruktion der sich vereinigenden männlichen Leitungswege vor dem vorderen Hoden aus Querschnitten. (Blick vom Vorderende.) 120 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. K_2.

Anatomie.

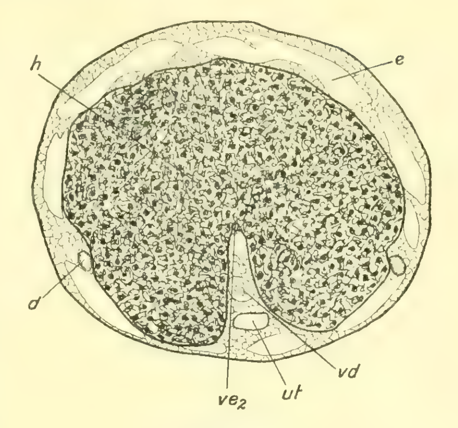
(Die Beschreibung gilt für die Rechtslage des MEHLISschen Organs.)

Saugnäpfe und Darm. Die Länge des Mundsaugnapfes ist 0,081, die Breite 0,099—0,11 mm (Fig. 6, *ms*). Der Bauchsaugnapf (*s*) ist 0,26—0,30 mm vom Vorderende entfernt und etwas kleiner als der Mundsaugnapf. Seine Länge schwankt zwischen 0,052 und 0,063 mm, seine Breite beträgt 0,072 mm. Er kann zum Teil vom Haftzapfen verdeckt sein (Fig. P_2, *s*) und ist vorgestülpt oder zurückgezogen. Auf den Mundsaugnapf folgt ein Präpharynx (Fig. 6, *pph*), der 0,032 mm lang und 0,018 breit ist. Der breit ellipsoidische Pharynx hat eine Länge von 0,079—0,087 mm und Breite von 0,063—0,067 mm; an ihn schließt sich ein etwa ebenso langer Oesophagus an.

Der Abstand der Darmschenkel ist in der Höhe des Bauchsaugnapfes ungefähr 0,095 mm. Weiter nach hinten gehen sie immer mehr auseinander; im letzten Teil des Zapfens beträgt ihre Entfernung etwa 0,16 mm, beim zweiten Hoden sogar 0,33 mm, hinter diesem nähern sie sich ein wenig. Im Vorderkörper verlaufen sie nahe der Grenze des Zapfens und der Lamelle (Fig. O_2, *d*), vor dem Keim-

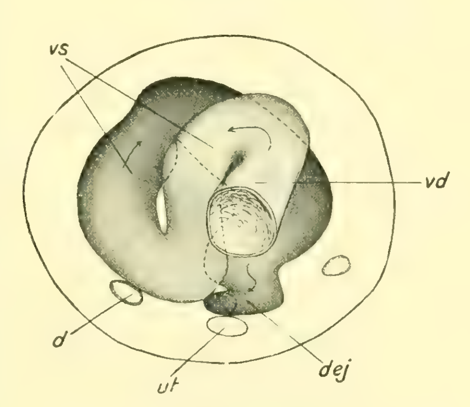
stock liegen sie ziemlich genau auf der Mitte von Dorsal- und Ventralfläche des Körpers, in der Höhe des zweiten Hodens (Fig. J_2, *d*) seitlich von dessen Schenkeln.

Männliche Organe. Die ziemlich großen Hoden liegen ungefähr im zweiten und dritten Viertel des Hinterkörpers und sind nicht ganz so breit wie der Körper (Fig. 6, *h*). Der erste ist an seinem hinteren, der andre an beiden Enden median eingeschnürt. Die Gestalt der Hoden wäre nach v. Lorenz (]7], Taf. XL, Fig. 6) hufeisenförmig, doch trifft dies auf den vorderen gar nicht und auf den hinteren nur teilweise zu. Der erste Hoden ist in seinem vorderen Teil abgerundet, nach der Mitte wird seine Gestalt unregelmäßig und asymmetrisch, da seine linke Hälfte (Fig. H_2) ventral einen Auswuchs hat, wodurch der dorsoventrale Durchmesser hier größer wird als in der rechten. Gleichzeitig treten ventral, dorsal und links etwa drei Einschnürungen auf, die in der Längsrichtung verlaufen, und sein Hinterende meist in drei große Lappen teilen (Fig. 6). Die Breite des Hodens beträgt 0,33—0,35 mm, die Länge 0,24—0,30, endlich die Dicke 0,25 mm. *H. pseudoclathratum* zeigt in bezug auf die vordere Hälfte des zweiten Hodens einige Ähnlichkeit mit den meisten Hemistominen, da das Organ hier hufeisenförmig gestaltet ist (Fig. J_2, *h*). Hinter seiner Mitte



Textfig. J_2.

H. pseudoclathratum n. sp. Querschnitt durch die Mitte des hinteren Hodens. Die ventralen seitlichen Einschnürungen des Hodens machen sich bemerkbar. 120 : 1. Krause gez. Erklärung der Buchstaben siehe unten.



Textfig. K_2.

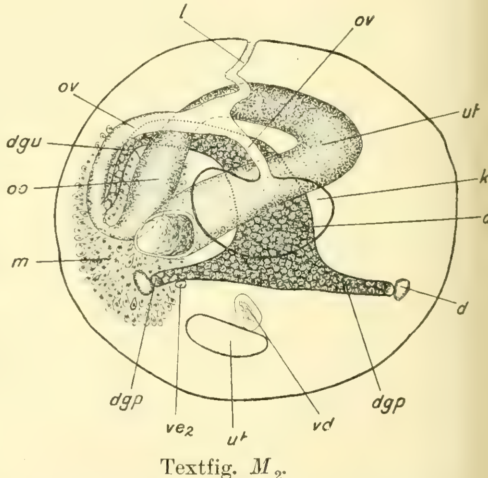
H. pseudoclathratum n. sp. Rekonstruktion der Vesiculawindungen, aus Querschnitten. (Blick vom Vorderende.) 120:1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *ov*, Oviduct; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_1 und ve_2, Vasa efferentia; *vs*, Vesicula seminalis.

treten zwei kleinere, seitliche Furchen auf, die schließlich auf etwa zwei Drittel seiner Länge zwei große, ventrale Ballen abteilen (Fig. 6, *h*). Der dahinter gelegene Abschnitt zerfällt durch zwei tiefe Einschnürungen, die von der Mitte des Körperquerschnitts schräg nach dorsal gerichtet sind, in drei große, symmetrisch liegende Lappen, von denen der mittlere weniger weit nach hinten reicht als die beiden andern (Fig. 6). Die Länge des Hodens ist 0,26—0,30 mm, die Breite 0,33—0,41 und endlich die Dicke 0,34 mm.

Für die Ursprungsstellen und den Verlauf der Vasa efferentia gilt dasselbe, was ich oben bei *H. clathratum* gesagt habe. Einige kleinere Abweichungen gegenüber jener Art zeigen beide Kanäle vor dem vorderen Hoden insofern, als hier die vielen kleineren Bögen wegfallen, und ihre Vereinigungsstelle etwas nach links verlagert ist (Fig. H_2, ve_1, ve_2). Die Vesicula windet sich nicht sehr stark

Textfig. L_2.

H. pseudoclathratum n. sp. Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Die paarigen Dottergänge und kleinere transversale Uteruswindungen sind fortgelassen. 75 : 1. Krause gez.



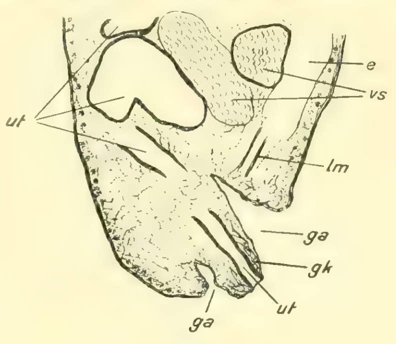
Textfig. M_2.

Dasselbe aus Querschnitten. Der Keimstock ist nur als Umriß gezeichnet. Der aufsteigende Uterusschenkel ist hinter dem vorderen Hoden abgeschnitten. (Blick vom Vorderende.) 120 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel; *k*, Keimstock; *l*, Laurerscher Kanal; *la*, hinterer, lamellöser Rand des Vorderkörpers; *m*, Mehlissches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *ut*, Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_2, hinteres Vas efferens; *z*, Zapfen.

(Fig. K_2, *vs*). Der Ductus ejaculatorius verläuft teilweise in der linken Körperhälfte nach hinten (*dej*).

Weibliche Organe. Die weiblichen Organe sind denen von *H. clathratum* so ähnlich, daß ich nur auf die Abweichungen aufmerksam zu machen brauche.

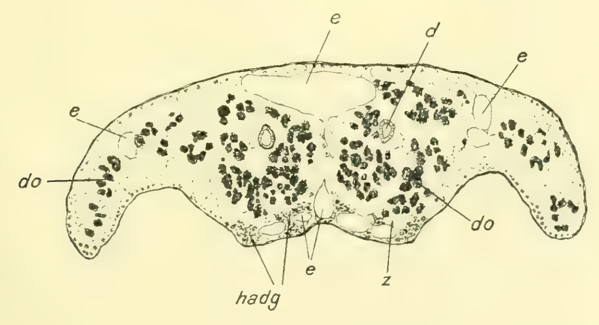
Der querellipsoidische Keimstock ist ein kurzes Stück vom Vorderkörper und ein klein wenig vom vorderen Hoden entfernt (Fig. 6, *k*), 0,16—0,17 mm breit, 0,073 bis 0,10 lang und 0,086—0,095 dick. Der aufsteigende Uterusschenkel bildet im Haftzapfen kein Knäuel, sondern biegt einfach nach dem Hinterende um (Fig. L_2, *ut*), der absteigende zeigt in seinem ganzen Verlauf viele Windungen, von denen ich die größten angedeutet habe.



Textfig. N_2.

H. pseudoclathratum n. sp. Medianschnitt durch das Hinterende mit vorgestülptem Genitalkegel. 150 : 1. G. BURDACH gez. *e*, Exkretionsgefäß; *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel; *lm*, Längsmuskeln; *ut*, Uterus; *vs*, Vesicula seminalis.

Die Dotterstöcke (Fig. 6, *do*) reichen im Vorderkörper auch in der Lamelle fast so weit nach vorn wie im Haftzapfen. Im Hinterkörper sind im vorderen Teil nur zwei kleinere, seitliche Zipfel vorhanden.



Textfig. O_2.

H. pseudoclathratum n. sp. Querschnitt durch den Vorderkörper. Der dorsale Teil eines dorsoventralen Exkretionsgefäßes ist getroffen. (Stark maceriert.) 100 : 1. G. BURDACH gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. P_2.

Die Eier sind 0,090 mal 0,052 mm groß.

Genitalatrium. Für das Genitalatrium gilt im großen und ganzen auch das, was ich bei *H. clathratum* gesagt habe, doch liegt

es hier dem Hinterende näher (Fig. L_2, *ga*). Die Genitalöffnung findet sich an der Spitze des Genitalkegels, der vorstülpbar ist (Fig. N_2, *gk*).

Exkretionsorgane. Die medianen, dorsoventralen Kanäle des Vorderkörpers sind im Totalpräparat deutlich sichtbar (Fig. 6, *e*) und verbreitern sich dorsal sehr stark (Fig. O_2, *e*). Im Vorkörper scheinen drei Längsstämme vorhanden zu sein, von denen der mediane nur bis zum Vorderende des Zapfens reicht. Kurz vor der Uterusumbiegung geht aus dem subcutanen Plexus der Haftwülste das Zentralgefäß hervor (Fig. P_2, *e*), das sich nach dorsal wendet, und dort teilt. Der ventrale Stamm desselben verläuft zunächst zwischen dem auf- und absteigenden Uterusschenkel, schließlich dorsal vom letzteren nach hinten und ist entweder einheitlich oder geteilt. Der dorsale Stamm des Zentralgefäßes nimmt das seitliche Netzwerk des Vorderkörpers auf und kurz hinter dem zweiten Hoden auch die Uterusgefäße. Der Exkretionsporus findet sich auf der Dorsalfläche nahe dem Hinterende (Fig. L_2, *ep*).

Textfig. P_2.

H. pseudoclathratum n. sp. Medianschnitt durch den Vorderkörper. Aus mehreren Schnitten rekonstruiert. Dorsal vom Bauchsaugnapf der mediane Längsstamm, aus dem der subcutan liegende Plexus des Zapfens hervorgeht. Aus diesem letzteren entspringen die dorsoventralen Kanäle und das Zentralgefäß, dessen dorsaler Teil mit dem Oberflächensystem des Hinterkörpers in Verbindung steht. Zwischen den Uteruswindungen ein Teil des Uterusgefäße. (Das Haftdrüsengewebe zwischen den Dotterstöcken und dem Plexus des Zapfens ist nicht gezeichnet.) 80 : 1. G. BURDACH gez. *d*, Darmschenkel; *do*, macerierte Dotterstockfollikel; *e*, Exkretionsgefäß; *hadg*, oberflächlich liegendes Drüsengewebe des Haftapparates; *hadr*, Haftdrüsengewebe; *la*, Lamelle des Vorderkörpers; *ms*, Mundsaugnapf; *oe*, Oesophagus; *ph*, Pharynx; *pph*, Präpharynx; *s*, Bauchsaugnapf; *ut*, Uterus; *z*, Zapfen; *ze*, Einsenkung der Zapfenoberfläche.

Wirte.

Im Darm von *Lutra brasiliensis* Zimm. nur einmal in Brasilien gefunden. W.S.

10. H. alatum (Goeze) Dies.

Taf. VI, Fig. 8.

(*Planaria alata* Goeze 1782, *Alaria Vulpis* Schrank 1788, *Festucaria alata* Schrank 1790, *Fasciola vulpis* Gmelin 1790, *Distoma vulpina* Abildgaard 1790, *Distoma alatum* Zeder 1800, *Fasciola alata* Rudolphi 1802, *Holostomum alatum* Nitzsch 1816, *Distomum alatum* Creplin 1829, *Holostoma alatum* Macleay 1886, *Conchosomum alatum* Railliet 1896.)

Geschichte.

H. alatum hat mehr Interesse erregt, als die andern Hemistominae, da es auch in einem Haustier, dem Hund, vorkommt und recht auffallend gestaltet ist.

Von allen Vertretern unsrer Familie ist diese Art zuerst bekannt geworden. GOEZE (27) fand sie im Jahre 1782 im Darm des Fuchses und nannte sie *Planaria alata*. Er beschreibt das Tier, doch wird Vorder- und Hinterende, sowie Ventral- und Dorsalfläche verwechselt; die Figuren sind direkt als Phantasiegebilde zu bezeichnen. Infolgedessen sagt BRANDES (6), »ist es SCHRANK (63) nicht zu verargen, wenn er für diese wunderbare Form das neue Genus *Alaria* aufstellt«. Im Jahre 1790 verwirft er (64) jedoch diese Gattung und zählt den Helminthen zu den Festucarien, da am vermeintlichen Kopfe ein Porus gefunden ist. GMELIN (26) nennt ihn 1790 *Fasciola vulpis* und ABILDGAARD (1) reiht ihn unter dem Speciesnamen *vulpina* in die Gattung *Distoma* ein, da er die beiden Saugnäpfe gefunden hat. Im übrigen stellt der Autor die Irrtümer GOEZES richtig und liefert leidlich brauchbare Habitusabbildungen.

RUDOLPHI (56) wendet sich 1793, da er die Arbeit ABILDGAARDS noch nicht in die Hand bekommen hat, ebenfalls gegen GOEZE und stellt die verwechselten Körperflächen richtig. Auch bemerkt er am »länglichen Kopf«, in Wirklichkeit dem Hinterkörper, einen deutlichen Porus. Zwei Jahre darauf nimmt RUDOLPHI (57) von ABILDGAARD Notiz, dessen Beobachtungen ihm richtiger als seine 1793 gemachten zu sein scheinen. In beiden Arbeiten heißt der Wurm wie bei GMELIN *Fasciola vulpis*. ZEDER (81) läßt ihn 1800 in der Gattung *Distoma*, in der Speciesbezeichnung *alatum* greift er jedoch auf GOEZE zurück. Die Beschreibung ist ziemlich eingehend und enthält in bezug auf die Körperform kaum Irrtümer, den beiden vorderen Zäpfchen zu den Seiten des Mundsaugnapfes spricht er wie RUDOLPHI eine Bedeutung ab. Zwei Jahre später nennt RUDOLPHI (59) den Wurm *Fasciola alata*, eine Beschreibung hält er jedoch für überflüssig, da die von ABILDGAARD »jede andere ersetzt«.

Von allen diesen Arbeiten ist Schrank (65) bis 1803 anscheinend keine in die Hände gekommen, da er die Irrtümer von Goeze vollständig übernimmt und das Tier mit dem veralteten Namen *Festucaria alata* belegt.

Im Jahre 1809 gibt Rudolphi (61) von *Distoma alatum* Zeder eine brauchbare Beschreibung, die nach früheren Beobachtungen zusammengestellt ist; im Haftapparat vermutet er die Ovarien.

Nitzsch (49) reiht 1816 unsre Art in seine Gattung *Holostomum* ein. Eine Beschreibung folgt 1819 (50), die bis auf seine Ansicht über den Bauchsaugnapf, den er nicht erkennt, zutreffend ist; die Figuren entsprechen den natürlichen Verhältnissen. Die Hervorragungen zu den Seiten des Mundsaugnapfes hält er für »fadenförmige Fühler«, hinter den »Bauchwülsten« bemerkt er eine Anhäufung von Eiern. Entgegen Nitzsch konstatieren Creplin (16) 1829 und Mehlis (43) 1831 das Vorhandensein des Bauchsaugnapfes. Beide Autoren reihen unsre Art unter die Holostomen ein, Creplin bezeichnet sie in der Überschrift jedoch mit *Distomum alatum.*

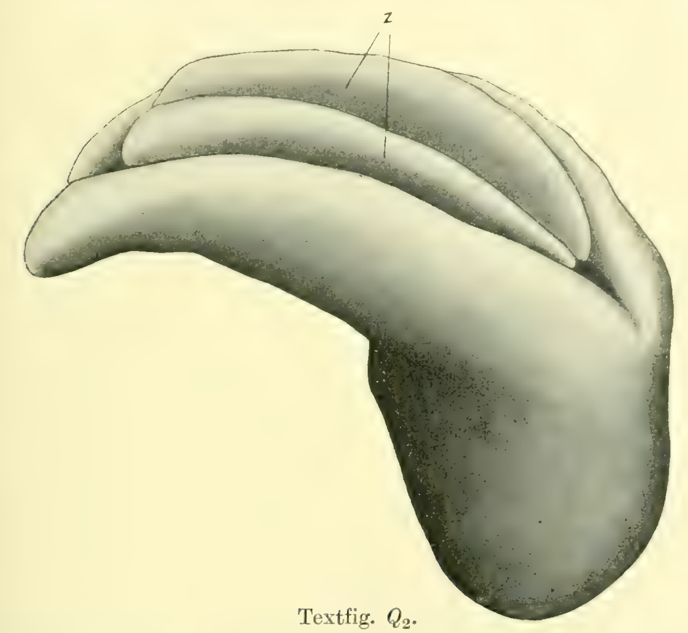
Gurlt (28) bemerkt 1831 den Darmtractus und bildet ihn auch richtig ab. Fast ganz verfehlt ist dagegen seine Auffassung über die Geschlechtsorgane. Die Haftwülste spricht er für die beiden, fast ganz von den »Eierstöcken« (Dotterstockfollikel) bedeckten Hoden an, von denen zwei Samenleiter nach vorn ausgehen sollen, »die sich in dem Raume zwischen dem Munde und der Sauggrube verbinden, wo auch der kurze, gerade Penis liegt«. Richtig beobachtet werden der Uterus und die paarigen Dottergänge, die natürlich aber nicht als solche erkannt werden. Der Uterus soll »nahe dem hinteren Ende an der Bauchseite« ausmünden. Dujardin (23) bereichert 1845 unsre Kenntnis von *H. alatum* durch viele Messungen, Diesing (20) reiht 1850 den Wurm in seine Gattung *Hemistomum* ein.

Trotz den Beobachtungen älterer Helminthologen verwechselt Blanchard (4) 1847 wieder Dorsal- und Ventralfläche, im übrigen bietet er einiges Neue. Zu beiden Seiten des Pharynx erkennt er die Hirnganglien, von denen Nervenstränge nach hinten ziehen. Das Exkretionssystem hat er mit Hilfe von Injektionen untersucht und teilweise richtig beobachtet. Bezüglich der Geschlechtsorgane schließt er sich an Diesing an, wie auch Olsson (53), der außerdem eine ausführliche und zutreffende Körperbeschreibung liefert.

Leuckart (32) spricht 1862 die Vermutung aus, daß die Larvenform unsres Trematoden vielleicht *Diplostomum rhachiaeum* (Henle) sei, für das jedoch Lühe (40) neuerdings eine andre entwicklungsge-

schichtliche Deutung gegeben hat (vgl. *H. excavatum*). MACLEAY (41) bezeichnet 1886 unsre Art fälschlich mit *Holostoma alatum*. Eine letzte wichtigere Arbeit stammt von BRANDES (6, 7), der einiges Neue, doch auch viel Irrtümliches bietet. Im Jahre 1891 weist MONTICELLI ([46], S. 105) in einer Anmerkung darauf hin, daß die beiden Zipfel am Vorderende analog den Tristomen Gefühlsorgane sein könnten. Endlich ist noch RAILLIET (55) zu erwähnen, der *alatum* mit dem Gattungsnamen *Conchosomum* belegt.

Der Beschreibung und den Zeichnungen liegen Exemplare aus *Vulpes alopex* L. aus der Kbg.S. (Fl. 10 323 Nr. 4) und der M.S. zugrunde.



Textfig. Q_2.

H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L. (M. S.). Totalansicht schräg von der Seite. 30 : 1. KRAUSE gez. *z*, Zapfen.

Körperform.

Die Länge beträgt nach den Angaben der meisten Autoren, die anscheinend auf NITZSCH (50) zurückgehen, bis etwa 6 mm, nach DUJARDIN (23) und BLANCHARD (4) ist sie 5, nach meinen Messungen 2,4—4,2 mm. Der Vorderkörper ist im Minimum nicht ganz $^1/_2$ mal, im Maximum mehr als $2^1/_2$, nach der Literatur sogar bis fast 3 mal länger als der Hinterkörper. Die Tiere sind gestreckt (Fig. 8), oder das Vorderende ist mehr oder weniger nach dorsal zurückgebogen (Fig. Q_2).

Die Länge des Vorderkörpers ist nach DUJARDIN 2,75 mm, nach

Königsberger Material 1,5—2,6 mm, die größte Breite nach Dujardin 1,8, nach andern Autoren 1,1—2, nach meinen Messungen 0,63—1,35 mm. Der Umriß ist etwa langgestreckt eiförmig oder elliptisch, der Teil vor den Haftwülsten häufig stark verjüngt (Fig. 8). Der ganze Abschnitt ist stark lamellös, die größte Dicke beträgt bis 0,28 mm. Die seitlichen Ränder des Vorderkörpers sind ventral eingeschlagen (Fig. 8) oder eingerollt (Fig. Q_2), so daß die Ventralfläche samt Haftzapfen (*z*) mehr oder weniger von ihnen verdeckt wird. Im vorderen Teil sind sie mitunter wellenförmig, nach hinten reichen sie über den Zapfen hinaus bis zum Hinterkörper, wo sie sich vereinigen. Das Vorderende besitzt ein ganz charakteristisches Gepräge durch zwei kleine Tentakeln (Fig. 8, *t*), die seitlich vom Mundsaugnapf 0,069—0,12 mm nach vorn ragen, und quer gestrichelt erscheinen.

Der größte Teil der Ventralfläche des Vorderkörpers wird von den Haftwülsten (Fig. 8, *z*) bedeckt, deren Länge stets größer als $^1/_2$ und kleiner als $^2/_3$ des Vorderkörpers ist. Das vordere Ende des Zapfens ist 0,45—0,69 mm vom Mundsaugnapf entfernt, seine Länge beträgt 0,82—1,8, die Breite 0,37—0,77 mm. Die Umgrenzung des Organs ist langgestreckt elliptisch, die vordere Kontur ist wie die hintere abgerundet oder in der Mitte etwas gekerbt. In der Medianebene ist der Haftapparat (Fig. 8, Q_2) tief gefurcht, so daß er aus zwei Längswülsten zu bestehen scheint, die seitlichen Teile und der vordere ragen frei hervor. Die Dicke des Körpers mit Zapfen beträgt 0,3—0,7 mm.

Hinter dem Vorderkörper ist häufig eine geringe Einschnürung vorhanden (Fig. 8), so daß der dünnere Hinterkörper meist recht scharf abgegrenzt erscheint. Dieser hat nach Dujardin eine Länge von 1,37, nach Königsberger Material von 0,56—1,2 mm, die Breite ist mit 0,40 bis 1,25 mm stets geringer als die des Vorderkörpers. Die Gestalt gleicht einem mehr oder weniger kurzen, dicken Zylinder (Fig. 8), dessen Ende halbkuglig abgerundet ist. Auf der Dorsalfläche nahe diesem führt ein quergelegener Spalt (Fig. V_2, W_2, *ga*) oder eine querelliptische Vertiefung in das Genitalatrium, in dem nicht selten der kleine Genitalkegel (*gk*) sichtbar ist. Die hinterste Körperregion samt Atrium ist mitunter durch eine ringförmige Einschnürung abgegrenzt (Fig. W_2).

Anatomie.

(Die Beschreibung gilt für die Rechtslage des Mehlisschen Organs und die Linkslage des vorderen Hodens.)

Saugnäpfe und Darm. Der kuglige Mundsaugnapf hat nach Dujardin einen Durchmesser von 0,16 mm, nach meinen Messungen

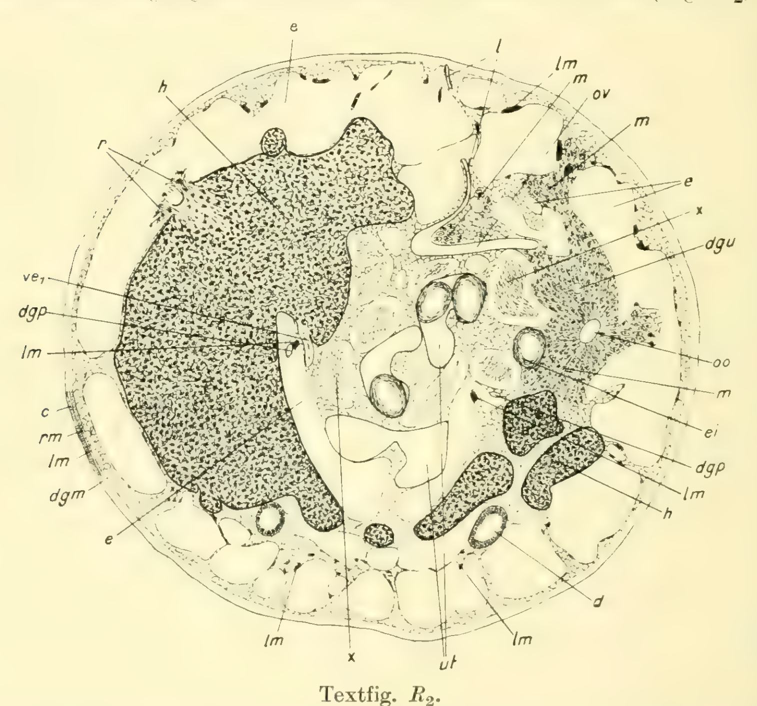
von 0,081—0,11 mm, bei einem Exemplar war er sogar nur 0,054 mm groß. Der im Umriß querelliptische, mitunter weit vorgestülpte (Fig. *J*, *s*) Bauchsaugnapf ist nach Dujardin 0,7, nach Königsberger Material 0,34—0,52 mm vom Vorderende entfernt, seine Länge beträgt 0,086—0,12 mm, die Breite 0,10—0,13, nach Dujardin angeblich 2,0 mm.

Auf den Mundsaugnapf folgt ein 0,027—0,036 mm langer und 0,022—0,023 breiter Präpharynx und darauf der Pharynx, dessen Länge 0,11—0,15 und Breite 0,086—0,10 mm ist. Aus diesen Messungen ergibt sich, daß der Pharynx das größte Organ ist, der Mundsaugnapf das kleinste; nach Brandes ([7], S. 587) dagegen sollen »Mundsaugnapf und Pharynx ziemlich ansehnlich, Bauchsaugnapf etwas kleiner« sein.

Die Entfernung der 0,034—0,060 mm dicken Darmschenkel beträgt in der Höhe des Bauchsaugnapfes bis 0,15 mm. In der Region der Haftwülste liegen sie auf der Grenze zwischen diesen und der Lamelle; ihr Abstand wird immer größer und erreicht in ihrem hintersten Teil etwa 0,3 mm. Hier rücken die Schenkel etwas mehr nach dorsal, um sich darauf in der Region vor dem Keimstock in die Ventralhälfte des Körpers hinüber zu begeben, wo die Entfernung voneinander bis 0,65 mm ist. In der Höhe des vorderen Hodens (Fig. R_2, *d*) nähern sie sich bis auf 0,22—0,32 mm, beim hinteren bis auf 0,13—0,18 mm, sie liegen ventral von den Hodenschenkeln (Fig. S_2, *d*).

Männliche Organe. Der vordere Hoden (Fig. 8, *h*) erstreckt sich in der Hauptmasse bis zum Keimstock und erreicht somit nicht den Vorderkröper, der hintere ragt mehr oder weniger weit in die zweite Hälfte des Hinterkörpers hinein oder liegt größtenteils in dieser. Die Trennungslinie zwischen beiden liegt ungefähr in der Mitte von diesen Grenzen. Eigentümlich bei dieser Art ist, daß die Hoden stark gelappt sind (Fig. R_2, S_2, *h*), was jedoch nicht im Totalpräparat (Fig. 8) zu erkennen ist. Infolge dieser Besonderheit ragen stets kleinere oder größere Zipfel oder Lappen über die angeführten Grenzen hinaus, beispielsweise reichen solche des ersten Hodens bis zur Mitte des Keimstocks, die des zweiten bis zur Mitte des ersten Hodens nach vorn (Fig. R_2). Die Gestalt des vorderen Hodens ist von Brandes oder vielmehr von v. Lorenz, der die Zeichnungen ([7], Taf. XL, Fig. 1 und 3) angefertigt hat, verkannt worden, denn die Umrisse lassen auf einen hufeisenförmigen Habitus schließen. In Wirklichkeit liegt er jedoch einseitig (Fig. R_2, 8, *h*), und zwar in der linken Körperhälfte (in Fig. R_2 rechts). In der rechten haben das mächtige, kompakt aussehende Mehlissche Organ (*m*) und vielleicht einige Uteruswindungen, die es

teilweise scharf umgrenzen, eine zweite Hälfte des Hodens vorgetäuscht. Ein Querschnitt durch ihn zeigt die große Ausdehnung von ventral nach dorsal und die verhältnismäßig geringe von links nach rechts. Seine Länge beträgt 0,21—0,43 mm, die Breite 0,22—0,47 mm, der dorsoventrale Durchmesser bei großen Tieren bis 0,82 mm. (Wegen der vielen Lappen sind die Messungen natürlich etwas ungenau.) Der hintere Hoden zeigt große Ähnlichkeit mit andern Arten (Fig. S_2, *h*),



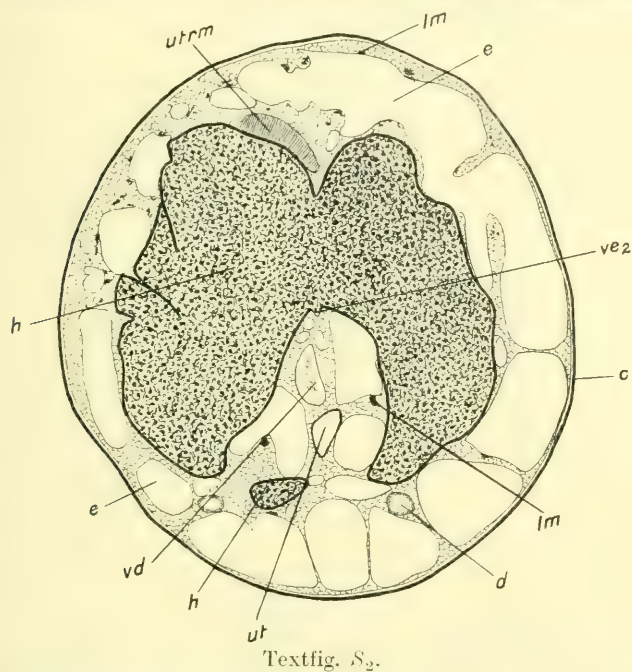
Textfig. R_2.

H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L., (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 4, 2. VIII. 1897). Querschnitt durch die Mitte des vorderen Hodens mit der Ursprungsstelle seines Vas efferens. Gleichzeitig sind getroffen: einige weit nach vorn reichende Lappen des hinteren Hodens, Ausmündung des LAURERschen Kanals und seine Vereinigung mit dem Oviduct, endlich der Ootyp. (Blick vom Vorderende.) 67 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. S_2.

da die Hufeisenform trotz der stark gelappten Gestalt immer deutlich erkennbar ist. Sein Hinterende ist median tief eingeschnürt (Fig. 8, *h*), der rechte Schenkel stets länger und breiter als der linke. Die Breite des Hodens schwankt zwischen 0,30 und 0,95 mm, die Länge des rechten Schenkels beträgt 0,23—0,69 mm, die des linken ist stets geringer; der dorsoventrale Durchmesser erreicht bei großen Tieren 0,69, in der Medianebene 0,52 mm.

Die Ursprungsstelle des vorderen Vas efferens liegt ungefähr in

der Mitte der medianen Fläche des Hodens (Fig. R_2, ve_1), die des hinteren etwa in der Mitte der ventralen Einschnürung (Fig. S_2, ve_2). Der erste Kanal verläuft links (in Fig. R_2 rechts), der zweite rechts von der Längsachse des Tieres nach vorn. In kleineren Bögen gelangen beide in die dorsale Körperhälfte, wo sie nach ventral umkehren und sich dann vereinigen. Die Vesicula ist gleichmäßig um die Mitte des Körperquerschnitts verteilt und weist in ihrem Verlauf ziemlich viel



Textfig. S_2.

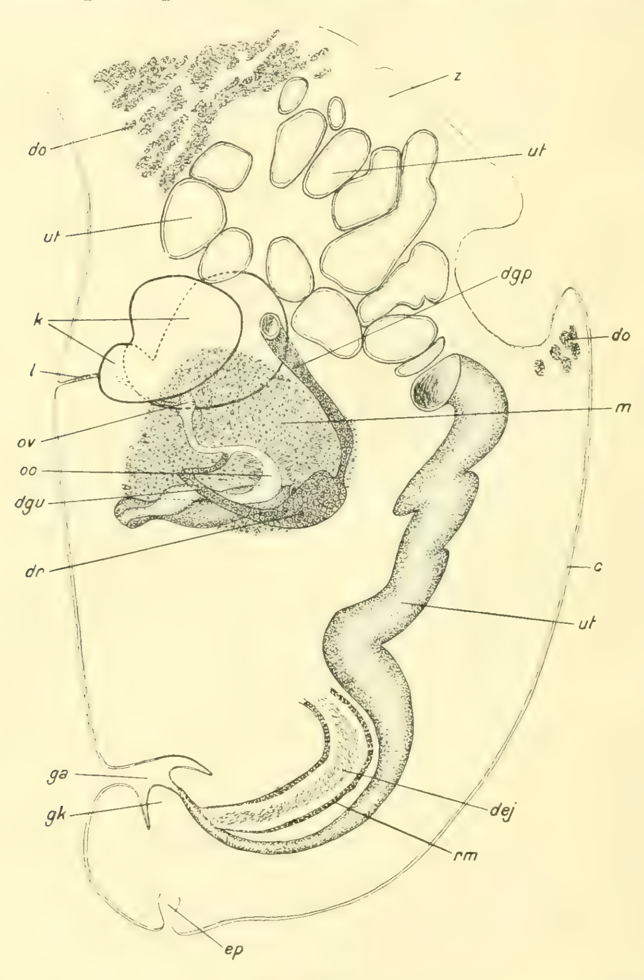
H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L., (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 4, 2. VIII. 1897). Querschnitt durch die Mitte des hinteren Hodens mit der Ursprungsstelle seines Vas efferens. 60 : 1. Krause gez. *c*, Cuticula; *d*, Darmschenkel; *dgm*, Diagonalmuskeln; *dgp*, paarige Dottergänge; *e*, Exkretionsgefäß; *h*, Hoden; *l*, Laurerscher Kanal; *lm*, Längsmuskeln; *m*, Mehlissches Organ (Schalendrüse); *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *r*, Riß in der Hodenwandung; *rm*, Ringmuskeln; *ut*, Uterus; *utrm*, Ringmuskeln des Uterus; *vd*, Vas deferens; ve_1 und ve_2, Vasa efferentia; *x*, Vas deferens oder Vas efferens.

kleinere Windungen auf. Der Ductus ejaculatorius (Fig. T_2, *dej*) ist mit einer starken Ringmuskulatur versehen, die stellenweise bis 0,014 mm dick ist.

Weibliche Organe. Den Keimstock hat v. Lorenz in der Arbeit von Brandes ([7], Taf. XL, Fig. 1 und 3) in verschiedener Lage abgebildet. In beiden Figuren finden sich Irrtümer, so z. B. auch darin, daß ein kleiner, dorsaler Zipfel als Oviduct angesprochen ist.

Das Ovar findet sich stets symmetrisch in der dorsalen Körper-

hälfte (Fig. U_2, *k*), zum größten Teil im Vorderkörper oder auf der Grenze von diesem und dem Hinterkörper (Fig. T_2, 8, *k*). Seine Form kann man als querellipsoidisch bezeichnen, wenn man von einigen Un-

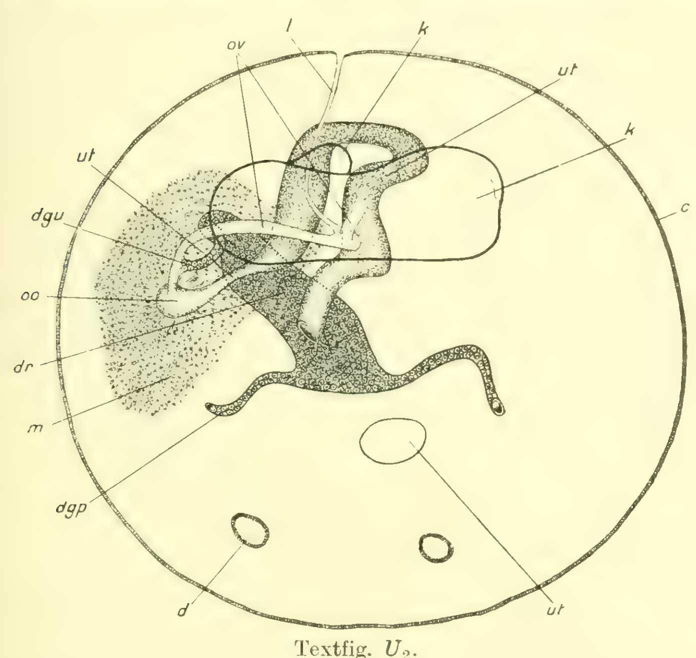


Textfig. T_2.

H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L., (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 4, 2. VIII. 1897). Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Sagittalschnitten. Der linke paarige Dottergang ist fortgelassen. Der aufsteigende Uterusschenkel ist dicht vor dem hinteren Hoden abgeschnitten. Die Uteruswindungen im Vorderkörper sind dem Medianschnitt entnommen. 67 : 1. KRAUSE gez. Erklärung der Buchstaben siehe Textfig. U_2.

regelmäßigkeiten absehen will. Die Breite beträgt 0,27—0,60 mm, die Länge bei großen Tieren 0,20—0,26, der dorsoventrale Durchmesser bei denselben 0,19—0,30 mm. Die hintere Fläche des Keimstocks ist im Gegensatz zu allen andern Hemistominen median ziemlich tief ein-

geschnürt. Im Totalpräparat wird diese Furche jedoch teilweise von einem weit nach dorsal reichenden Zipfel verdeckt (Fig. 8, *k*), der in der rechten Hälfte des Keimstocks entspringt und nach links gerichtet ist (Fig. U_2, *k*). Durch diesen Fortsatz wird in Fig. 8 der Anschein erweckt, als wenn am hinteren Rand des Keimstocks zwei kleinere Kerben vorhanden wären. Außerdem findet sich noch ein kleinerer,



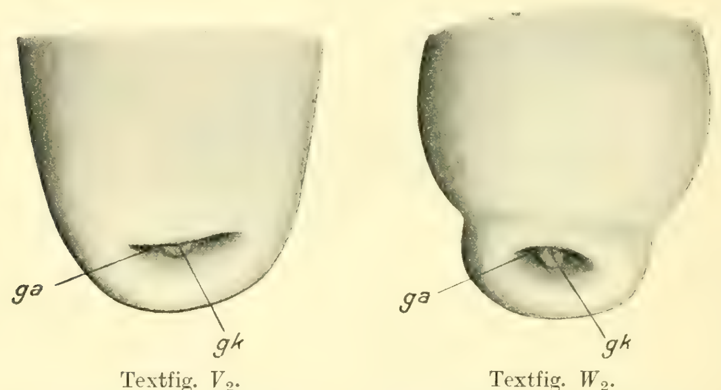
Textfig. U_2.

H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L., (Kbg. S., Fl. 10323 Nr. 4, 2. VIII. 1897). Rekonstruktion der weiblichen Geschlechtsorgane aus Querschnitten. Da gegenüber Textfig. T_2 Amphitypie bestand, ist ein Spiegelbild von der wirklichen Lage der Organe gezeichnet. Der aufsteigende Uterusschenkel ist dicht vor dem hinteren Hoden abgeschnitten. Der Keimstock ist nur als Umriß gezeichnet. (Blick vom Vorderende.) 67 : 1. KRAUSE gez. *c*, Cuticula; *d*, Darmschenkel; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dgp*, paarige Dottergänge; *dgu*, unpaarer Dottergang; *do*, Dotterstockfollikel; *dr*, Dotterreservoir; *ep*, Exkretionsporus; *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel; *k*, Keimstock; *l*, LAURERscher Kanal; *m*, MEHLISsches Organ; *ov*, Oviduct; *oo*, Ootyp; *rm*, Ringmuskeln; *ut*, Uterus; *z*, Zapfen.

nach dorsal gerichteter Zipfel auf der linken Seite, der im Totalpräparat nicht zu erkennen ist (in Fig. T_2 sind beide angedeutet). Außer den hinteren sind mitunter geringe Einschnürungen auf der Ventral- und Dorsalfläche des Keimstocks ausgeprägt (Fig. U_2, *k*).

Der Oviduct entspringt in der hinteren Einschnürung des Keimstocks und nimmt nach kurzem Verlauf, der schräge nach rechts hinten gerichtet ist, den LAURERschen Kanal (*l*) auf. Weiterhin zieht er ziemlich geradlinig von links nach rechts (Fig. U_2) und etwas nach dem

Hinterende zu, wendet dann nach ventral um, tritt ins MEHLISsche Organ (*m*) ein und nimmt den unpaaren Dottergang (*dgu*) auf. Das MEHLISsche Organ liegt in der rechten und oft größtenteils in der dorsalen Körperhälfte in der Höhe des vorderen Hodens (Fig. R_2, *m*). Nach vorn erstreckt es sich bis zur Mitte des Keimstocks (Fig. T_2), nach hinten fast bis zum hinteren Hoden, auch die Ausdehnung in die Breite ist recht beträchtlich. Die paarigen Dottergänge begleiten die Darmschenkel auf ihrem Wege von dorsal nach ventral bis zur Mitte von Ventral- und Dorsalfläche des Körpers, worauf sie etwa parallel zur Körperwandung (Fig. T_2, *dgp*) und zuletzt zur Mitte des Körperquerschnitts ziehen. Unmittelbar vor dem hinteren Hoden findet die



Textfig. V_2. Textfig. W_2.

H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L. (M. S.). Dorsalansicht des Hinterendes mit Genitalatrium. 31 : 1. KRAUSE gez. *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel.

Vereinigung zum Dotterreservoir (Fig. U_2, *dr*) statt, das zum größten Teil in der rechten, dorsalen Körperhälfte liegt. Nachdem der Uterus das MEHLISsche Organ verlassen hat, macht er eine große, nach dorsal gerichtete Schleife, die ziemlich symmetrisch zur Medianebene und dicht vor dem hinteren Hoden liegt (in den Fig. T_2 und U_2 ist dieser Bogen an ungefähr derselben Stelle abgeschnitten). Jetzt beginnt der aufsteigende Kanal, der viele Windungen aufweist. Anfänglich, in der Region des vorderen Hodens (Fig. R_2, *ut*), sind diese noch nicht sehr zahlreich, sie nehmen dann aber zu und bilden im letzten Teil der Haftwülste (Fig. T_2, *ut*) ein großes Knäuel, das sich oft im Totalpräparat durch eine Anhäufung von Eiern bemerkbar macht. Der absteigende Uterusschenkel zeigt im Hinterkörper insofern Besonderheiten, als er nicht so geradlinig (Fig. T_2) ist und nicht so weit ventral liegt wie bei andern Arten; stellenweise nähert er sich sogar der Längsachse des Körpers. In der Höhe des hinteren Hodens ist der Uterus in dessen

ventraler Einschnürung zu finden (Fig. S_2); nahe dem Hinterende wendet er sich in einem großen Bogen nach dorsal und etwas nach vorn (Fig. T_2).

von Lorenz bildet die Verteilung der Dotterstöcke ([7], Taf. XL, Fig. 1) teilweise nicht richtig ab, da sie weit über den Bauchsaugnapf



Textfig. X_2.

H. alatum (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L., (Kbg. S., Fl. 10 323 Nr. 4, 2. VIII. 1897). Medianschnitt durch das Genitalatrium. 184 : 1. Krause gez. *c*, Cuticula; *dej*, Ductus ejaculatorius; *dvm*, Dorsoventralmuskeln; *e*, Exkretionsgefäß; *ga*, Genitalatrium; *gk*, Genitalkegel; *lm*, Längsmuskeln; *n*, Kern; *rm*, Ringmuskeln; *sph*, Sphincter; *ut*, Uterus; *vs*, Vesicula seminalis.

nach vorn reichen. Nach meinen Beobachtungen (Fig. 8, *do*) dehnen sie sich vom vordersten Teil des Hinterkörpers fast bis zur vorderen Kante der Haftwülste aus, die bis auf zwei kleine Abschnitte, in denen der Drüsenkomplex und das Uterusknäuel liegen, größtenteils von ihnen ausgefüllt sind.

Die Eier sind nach Dujardin 0,115—0,120 mm lang, nach Olsson

0,10 lang und 0,77 breit. Nach meinen Beobachtungen ist ihre Größe 0,115 mal 0,0685 mm.

Genitalatrium. Das Atrium (Fig. T_2 und X_2, *ga*) besteht aus einem kleinen, wenig tiefen Hohlraum, der fast ganz von dem schräg nach vorn gerichteten Genitalkegel (*gk*) ausgefüllt wird. Aus dem Medianschnitt ist ersichtlich, daß die vordere Wandung der Höhlung ziemlich genau in einer Querebene liegt, und daß sie vom Hinterende her vor dem Kegel so weit eingestülpt ist (Fig. X_2), daß dieser, wenn die äußere Öffnung sich schließt, darin Platz hat. Infolgedessen ist die Spitze desselben mit der Ausmündungsstelle nur sichtbar, wenn das Atrium mehr oder weniger geöffnet ist (Fig. V_2, W_2, *gk*). Die hintere Wand des Atriums hat im Medianschnitt (Fig. X_2) die Gestalt von zwei Kuppen, von denen die ventrale vom Genitalkegel, die dorsale von der Körperwand gebildet wird, die hier die Form eines quergelegenen Wulstes hat.

Nun zum histologischen Bau (vgl. hierzu Fig. X_2): Der ganze Hohlraum samt Genitalkegel wird von der Cuticula (*c*) ausgekleidet, die hier dünner ist als auf der Körperoberfläche. Sie stülpt sich, wie auch sonst bei Trematoden, noch in die Endabschnitte des Uterus und Ductus ejaculatorius ein, wo sie wieder stärker entwickelt ist. Der Hautmuskelschlauch ist so gering entwickelt, daß er stellenweise gar nicht aufzufinden war. Dies ist auch erklärlich, da eine besondre, kräftig ausgebildete Atriummuskulatur vorhanden ist. Im Medianschnitt macht sich ein Teil derselben durch zahlreiche quergetroffene, dicht unter der Oberfläche liegende Ringfaserbündel (*sph*) bemerkbar, welche die äußere Öffnung des Genitalatriums verschließen können, und die ganz eigentümlich angeordnet sind. Am dichtesten angehäuft sind sie in der hinteren Wandung des Atriums, wo sie zum größten Teil in der dorsalen Kuppe, und zwar in dem ventralen, dem Körperinnern zugekehrten Teil zusammengedrängt sind. In der vorderen Wandung des Atriums sind die Bündel gleichmäßig zerstreut, nur aus dem am weitesten nach ventral liegenden Abschnitt sind sie etwas stärker angehäuft; der dorsale Teil dieser Ringmuskeln umgibt sphincterartig die Einstülpung. Ein andres System von Muskeln besteht in Bündeln, die an die vordere und hintere Wandung ansetzen, und die das Atrium öffnen dürften. Vom Vorderende her lassen sich viele der inneren dorsalen Längsmuskeln bis zur Einstülpung verfolgen, wo sie in der vorderen Wandung inserieren (*lm*). Die Muskeln, die an die hintere ansetzen, stammen ebenfalls von der inneren Längsmuskulatur, doch ist ihr Verlauf komplizierter. In Fig. R_2 liegt in der Nähe jedes paarigen Dotterganges (*dgp*) ein kräftiges Bündel (*lm*), das von dorsal kommt,

sich immer mehr zur Ventralseite (Fig. S_2, *lm*) und schließlich ähnlich wie der Uterus nach dorsal wendet, wobei es in dünne, zur hinteren Wandung des Genitalatriums ziehende Fasern zerfällt. Infolge ihrer seitlichen Lage sind diese Muskeln in Fig. X_2 nicht sichtbar.

Andre Muskeln (*dvm*) bestehen aus Fasern, die in aufgepinseltem Zustand an der hinteren Wandung des Atriums inserieren, nach ventral ziehen und ein Vorstülpen des Kegels veranlassen dürften. Endlich sind noch Faserbündel zu erwähnen, die den Genitalkegel in vorzugsweise radiärer Richtung durchziehen, und ihn offenbar beim Vorstülpen verlängern können. Eine starke Anhäufung von Kernen im Kegel ist als letztes, wichtiges Merkmal zu erwähnen. »von Lorenz (7) glaubt am Grunde des Genitalkegels rückenseits eine Prostata konstatieren zu können«, dies ist jedoch ein Irrtum.

Exkretionsorgane. Den größten Teil des Exkretionssystems habe ich nicht untersuchen können, da es mehr oder weniger stark durch Hodengewebe ausgefüllt war (vgl. S. 94). Doch scheint die Anordnung Ähnlichkeit mit *H. pseudoclathratum* und *clathratum* zu haben.

Nach v. Lorenz sind in den Haftwülsten im Totalpräparat die medianen, dorsoventralen Kanäle sichtbar, ich habe diese jedoch nicht bemerken können. Von denselben (Fig. *J*, *e*) scheinen etwa 12 oder noch mehr vorhanden zu sein, aus denen ungefähr ebenso viele transversal ziehende und nahe der dorsalen Körperwand liegende Gefäße hervorgehen. Das Zentralgefäß habe ich nicht gefunden. Im letzten Teil der Haftwülste sind die Uteruswindungen von einem Gefäßnetz umgeben. Im Hinterkörper ist ein allseitig ausgebreitetes Oberflächensystem vorhanden (Fig. R_2, S_2, *e*). Der absteigende Uterusschenkel ist vermutlich auch bei dieser Art von Uterusgefäßen begleitet, da sie stellenweise deutlich hervortraten. Der Exkretionsporus liegt am hintersten Körperende (Fig. T_2, *ep*).

Wirte.

Im Darm von: *Canis familiaris* L., nach verschiedenen Autoren; *C. lupus* L., nach Rudolphi (62), hier auch im Magen gefunden; *Fennecus zerda* Zimm., von Sonsino (66) in Cairo gesammelt; *Thous cancrivorus* Desm., W.S.; *Th. Azarae* Wied., nach Diesing (20) von Natterer in Brasilien gefunden; *Vulpes alopex* L., Kbg.S., M.S., W.S.; *V. lagopus* L., nach Olsson (53).

Bisher aus Europa, Ägypten, Brasilien und Neu-Süd-Wales bekannt geworden.

11. H. denticulatum (Rud.) Dies.

(*Amphistoma denticulatum* Rudolphi 1819, *Holostomum denticulatum* Dujardin 1845.)

Geschichte.

RUDOLPHI (62) beschreibt 1819 einigermaßen brauchbar den äußeren Habitus dieser Species nach Exemplaren, die er aus dem Wiener Museum erhalten hat. Da an beiden Körperpolen ein Porus vorhanden ist, rechnet er diesen Trematoden zu den Amphistomen, ein zahnförmiger Fortsatz am Hinterende bestimmt ihn, das Tier *Amphistoma denticulatum* zu nennen. WESTRUMB (78) wiederholt 4 Jahre darauf einige Angaben dieses Autors, bietet sonst aber nichts Neues.



Textfig. Y_2.
H. denticulatum (Rud.) Dies. Seitenansicht eines jugendlichen Tieres. 48 : 1. KRAUSE gez. *gk*, Genitalkegel (wahrscheinlich).

Erst DUJARDIN (23) trägt 1845 sehr zur Erweiterung der Kenntnis dieser Art bei, die er zu den Holostomen zählt. Die Körperbeschreibung ist recht gut und enthält viel Messungen, auch der ganze Darmtractus und die Hoden sind richtig beobachtet. Da er jedoch in dem Bauchsaugnapf die Geschlechtsöffnung vermutet, spricht er den Haftzapfen für dieses Organ an. DIESING (20) reiht 1850 *Holostomum denticulatum* in seine Gattung *Hemistomum* ein, die kurze Diagnose ist recht dürftig. Zu erwähnen wäre noch die irrtümliche Auffassung, daß der Bauchsaugnapf die männliche Öffnung, der hintere Porus die weibliche sein solle. Seitdem ist unsre Kenntnis nicht weiter gerückt, denn BRANDES (6, 7) hat die Species wegen schlechten Materials nicht untersucht, und LÜHE (40) richtet sich nach DUJARDIN.

Auf eine etwas sonderbare Arbeit von VILLOT (75) aus dem Jahre 1898 will ich noch eingehen. Dieser Autor segelt vollkommen im Fahrwasser seines älteren Landsmannes DUJARDIN, trotzdem lange Zeit vorher durch BRANDES die Irrtümer in bezug auf die Geschlechtsorgane richtig gestellt sind. Alle Angaben werden wiederholt, um eine Ähnlichkeit des *H. denticulatum* mit *Diplostomum cuticola* (v. Nordm.)

nachzuweisen. Natürlich haben Bauchsaugnapf und Haftapparat auch bei dieser Form die ihnen von DUJARDIN zugeschriebene Funktion, und da auch sonst der äußere Habitus bei beiden Tieren gleich ist, wird *Diplostomum cuticola* als Larve unsrer Species hingestellt. Diese Auffassung ist meiner Ansicht nach vollkommen zurückzuweisen, denn es wird nur sicher gestellt, daß das *Diplostomum* Hemistominencharaktere besitzt, und deshalb als Jugendform irgend eines Vertreters unsrer Familie in Betracht kommt. Gegen die Annahme VILLOTS, daß *Diplostomum cuticola* die Larve von *H. denticulatum* sei, spricht außerdem das häufige Vorkommen des ersteren und das seltene Vorkommen des letzteren.

Aus dem Berliner und Wiener Museum stand mir nur defektes Material zur Verfügung. Ein jugendliches Exemplar der W.S. (Fl. 812) war einigermaßen erhalten, und da keine Abbildung von *H. denticulatum* vorhanden ist, habe ich es in Fig. Y_2 wiedergegeben.

Anatomie.

Die Eier sind nach DUJARDIN (23) 0,084—0,090 mm lang, nach meinen Messungen nur 0,079 lang und 0,050 mm breit.

Wirte.

Im Darm von *Alcedo ispida* L., B.S., W.S., von DUJARDIN auch in Frankreich gefunden.

12. H. trilobum (Rud.) Dies., nec Brandes.

(*Distoma trilobum* Rudolphi 1819.)

Geschichte.

Die erste Kunde von *H. trilobum* gibt uns RUDOLPHI (62) 1819, der es zu den Distomen zählt. Er hat das Material von BREMSER erhalten, der die Tiere im Darm von *Phalacrocorax carbo* L. gefunden hat. Die Beschreibung läßt die wesentlichen Eigenschaften hervortreten, zum Schluß macht der Autor darauf aufmerksam, daß NITZSCH diese Species wohl zu seinen Holostomen rechnen würde. DUJARDIN (23) läßt sie trotzdem unter den Distomen, und erst DIESING (20) erkennt die Zugehörigkeit zu den Hemistomen; beide Beschreibungen erweitern nicht unsere Kenntnis. Zu erwähnen wäre noch, daß DIESING eine Einstülpung, die in der Mitte des Vorderkörpers liegt, als männliche Geschlechtsöffnung anspricht.

Im Jahre 1857 läßt WEDL (76) eine ziemlich eingehende Arbeit mit brauchbaren Figuren über die Körperformen erscheinen, auch

macht der Autor einige Angaben über die Geschlechtsorgane. Eine Verwechslung dieser Species mit einer andern müßte jetzt als ausgeschlossen gelten, trotzdem bezeichnet Brandes (6, 7) ein vollkommen abweichend gebautes Tier aus *Pelecanus onocrotalus* L. mit demselben Namen, es ist das *Hemistomum confusum* dieser Arbeit. Anscheinend ist er durch die von Kollar geschriebene Etikette dazu verleitet worden. Der ganze Habitus, die Größe sind bei beiden Species durchaus verschieden, die einzige Übereinstimmung besteht in dem ähnlichen dreilappigen Vorderende. Auf die vermutliche Trennung der Arten macht schon Lühe (40) aufmerksam, der in einer kurzen Beschreibung die Hauptmerkmale hervorhebt.

Aus der Berliner Sammlung (Fl. 1506) standen mir vier Originalexemplare von Rudolphi zur Verfügung, von denen eins defekt war. Wegen dieses geringen Materials mußte ich mir eine anatomische Bearbeitung versagen, und es blieb mir nur übrig, auf den äußeren Habitus einzugehen. Innere Organe waren nicht mit Sicherheit zu erkennen, da die Tiere schwarz und infolgedessen sehr undurchsichtig geworden waren.

Körperform.

Die Länge beträgt nach den älteren Autoren etwa 1,1 mm, nach meinen Messungen 0,78—0,84 mm. Die größte Breite ist 0,47—0,50 mm und liegt nahe dem Vorderende, nach hinten verjüngt sich der platte Körper immer mehr, so daß der Umriß etwa birnförmige Gestalt (Lühe) erlangt. Der ventral leicht ausgehöhlte Vorderkörper ist infolge des erhabenen hinteren Randes einigermaßen scharf vom Hinterkörper abgegrenzt, auf der convexen Dorsalfläche gehen beide Teile ineinander über. Die Länge des Vorderkörpers ist recht wechselnd, sie beträgt an den drei Exemplaren 0,47, 0,52 und 0,69 mm, im Minimum ist sie also größer als die Hälfte, im Maximum etwas kleiner als $^4/_5$ des Tieres.

Das Vorderende ist ganz charakteristisch geformt: die mittlere Partie ist ein wenig nach vorn und beträchtlich nach ventral vorgewulstet und läßt die Mundöffnung erkennen. Zwei andre große, wulstförmige Lappen, die 0,18—0,23 mm voneinander entfernt sind, entstehen dadurch, daß sich die Seitenränder des Körpers auf der Ventralfläche von der vorderen Kontur absondern, über diese ein wenig nach vorn hinausragen, darauf nach hinten umbiegen und ein Stück vom Vorderrand entfernt in den Körper übergehen. Vielleicht sind in den vorderen, der Medianlinie zugekehrten Partien dieser Wülste auch Ausmündungsstellen von Kopfdrüsen wie z. B. bei *Hemistomum spatha-*

ceum u. a., da ich hier eine ähnliche Querstrichelung wie bei jenen Arten bemerken konnte.

Wie ich schon einmal erwähnte, ist die ventrale Fläche des Vorderkörpers leicht ausgehöhlt. Sie erhält noch dadurch ein besonderes Gepräge, daß sich der mittlere Teil durch eine ziemlich genau kreisförmig verlaufende, flache Furche abgrenzt. Diese Region hat bei dem gezeichneten Tier einen Durchmesser von 0,215 mm, bei dem mit großem Vorderkörper von 0,275 mm und endlich bei dem dritten eine Länge von 0,19 und Breite von 0,215 mm. In der Mitte ist die kreisförmige Fläche ganz leicht convex und hat hier eine kleine Einstülpung, die hell durchschimmert, da sich anscheinend in dem darunter gelegenen Teil Exkretionsgefäße ausbreiten.



Textfig. Z_2.
H. trilobum (Rud.) Dies. Totalansicht von der Ventralfläche. 100 : 1. KRAUSE gez.

Der Hinterkörper hat entsprechend dem Vorderkörper ebenfalls eine wechselnde Länge, die in derselben Reihenfolge wie oben 0,36, 0,27 und 0,13 mm ist. Das Ende ist abgerundet und trägt nach WEDL (76) die Ausmündungsstelle der Geschlechtsorgane.

Anatomie.

Saugnäpfe und Darm. Vom Mundsaugnapf war nur die Länge bei dem Exemplar mit großem Vorderkörper meßbar, sie beträgt 0,068 mm, der Pharynx ist bei diesem und dem gezeichneten Tier 0,045 und 0,049 mm lang, 0,040 und 0,036 breit. Der Bauchsaugnapf ist beträchtlich größer als diese Organe, die Länge variiert zwischen 0,081 und 0,117, die Breite zwischen 0,090 und 0,11 mm. Seine Entfernung vom Vorderende schwankt nicht unerheblich, sie beträgt in der obigen Reihenfolge 0,094, 0,12 und 0,16 mm. Die Darmschenkel divergieren anfänglich ziemlich stark und scheinen um die kreisförmig abgegrenzte Partie des Vorderkörpers herumzulaufen.

Geschlechtsorgane. Von den Geschlechtsorganen glaubt WEDL

(76), »die Samenblase in der Längsachse des Körpers und die höchstwahrscheinlich zwei Hoden vorstellenden Organe an den beiden Seitengegenden des Hinterleibes« gesehen zu haben. Der Dotterstock reicht nach diesem Autor weit nach vorn, »umgrenzt den spaltenförmigen Bauchnapf (wohl die mittlere, kreisförmig abgegrenzte Partie) ebenso wie die beiden Hoden und dehnt sich an den beiden Seitenteilen des Hinterleibes bis an das Ende aus«. Inwieweit diese Angaben zutreffen, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die Eier sind nach Wedl 0,084 mm lang und 0,057 breit, nach meinen Messungen 0,081 mal 0,054 mm groß. Bei dem Tier mit großem Vorderkörper lagen sie teilweise auch in diesem.

Wirte.

Vereinzelt im Darm von *Phalacrocorax carbo* L. (B.S.) in Österreich gefunden, nach Stossich (72) auch in *Botaurus stellaris* (L.) in Italien (Monfalcone) vorkommend.

13. H. grande (Dies.).

(*Diplostomum grande* Diesing 1850.)

Geschichte.

Dieser Trematode ist in den 20er Jahren des 18. Jahrhunderts in Brasilien gefunden und von Diesing (20) unter dem Speciesnamen *grande* in die Gattung *Diplostomum* v. Nordm. eingereiht worden. Die kurze Beschreibung enthält nur einige Bemerkungen über die Körperform und die Geschlechtsorgane, die Diesing jedoch teilweise verkennt. Zum Schluß führt er die großen, elliptischen Eier an, und da er dennoch seine Art zur Gattung *Diplostomum* v. Nordm. zählt, die nur Larvenformen enthält, begeht er, wie Brandes (6) sagt, »einen großen Fehler«. (Um so auffälliger ist es, daß Brandes selbst diesen Larvennamen *Diplostomum* für geschlechtsreife Formen benutzt, und die so umgedeutete Gattung *Diplostomum* sogar zum Vertreter einer besonderen Unterfamilie Diplostominae macht, der das *Diplostomum volvens* v. Nordm. überhaupt nicht angehört!) Seiner ersten Beschreibung fügt Diesing (21 und 22) nichts Neues mehr hinzu, liefert jedoch in der zweiten Arbeit 7 stärker vergrößerte Figuren, welche die mannigfache Gestalt des Tieres in vorzüglicher Weise wiedergeben. Cobbold (14) macht 1861 besonders darauf aufmerksam, daß diese Art als erwachsene Form anzusehen sei. Eine zweite und letzte Beschreibung gibt uns Brandes (6 und 7). Auf die guten Figuren Diesings geht er gar nicht ein, so daß die Beschreibung des äußeren Habitus infolgedessen recht viele Mängel

aufweist. Im übrigen liefert er eine kurze Charakteristik des Haftapparates und der Geschlechtsorgane. Brandes gibt seltsamerweise nur einen Wirt an, trotzdem Diesing in allen Arbeiten zwei aufführt.

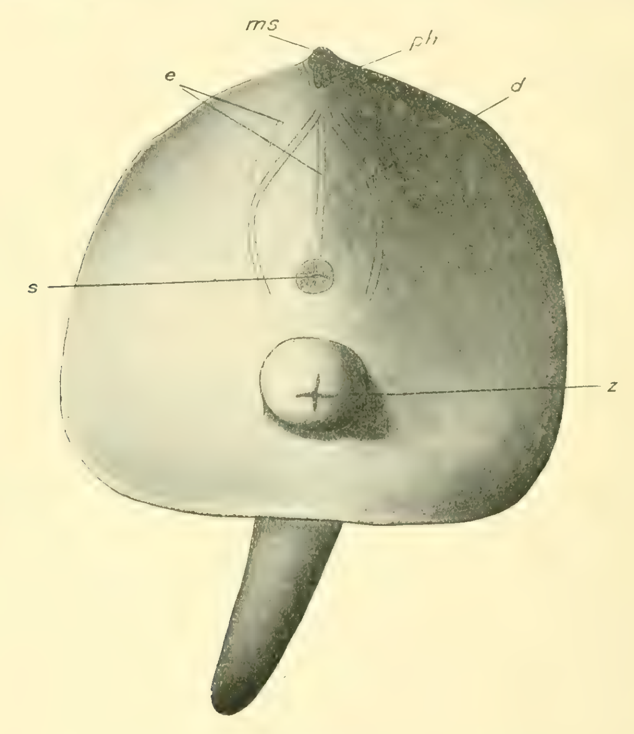
Eine genaue Anatomie dieser Art ist mir leider aus Materialmangel nicht möglich zu geben, da in der Wiener Sammlung anscheinend nur eine Flasche (Nr. 274) mit zwei jugendlichen Exemplaren vorhanden ist, von denen ich das eine abgebildet habe. Bei der Beschreibung der Körperform und den Maßen muß ich mich folglich fast ganz auf die Figuren Diesings stützen.

Systematische Stellung.

Bevor ich mich der eigentlichen Beschreibung zuwende, sehe ich mich genötigt, einige Bemerkungen über die systematische Stellung dieser Art zu machen. Brandes zählt *H. grande* zu der von ihm ihrem ursprünglichen Begriff gegenüber leider völlig umgestalteten Gattung *Diplostomum*, die nach ihm folgende Hauptmerkmale haben soll: »Haftapparat in Form einer mehr oder minder tiefen, mit kleinen oder großen Papillen ausgekleideten Höhlung. Unterhalb derselben stets eine deutliche Drüse. Ausmündung der Geschlechtswege nebeneinander auf dem Genitalkegel. Außerdem hier noch die Ausmündung einer oft ziemlich ansehnlichen Prostata ...«. Wenden wir uns nun den einzelnen Punkten zu, so kommen wir zu einem recht merkwürdigen Resultat. Wie ich gezeigt habe, besitzen die meisten Hemistominen einen Haftapparat mit einer Höhlung, und da dies bei *Diplostomum grande* nach Brandes ([7], Taf. XXXIX, Fig. 14) auch der Fall ist, ist es wahrscheinlich, daß auch diese Art zu unseren Formen gehört. Dies Merkmal, das wohl für Brandes das wichtigste ist, kommt somit zunächst nicht in Betracht. In der Arbeit von Brandes finden wir auf der nächstfolgenden Seite, welche die oben angeführte Gattungscharakteristik enthält, unter den Speciesmerkmalen von *Diplostomum grande* die Angabe: »Der Ausführungskanal der männlichen Samenblase mündet in den Uterus vor dessen Eintritt in den ausstülpbaren Genitalkegel.« Die Artdiagnose widerstreitet also der Gattungsdiagnose. Nach meinen Befunden bei den andern Hemistominen scheint es aber so gut wie sicher, daß die Angabe in der Speciesbeschreibung den Tatsachen entspricht. Jedenfalls ist *Diplostomum grande* in seiner Körperform, der Ausbildung seines Haftapparates und überhaupt seinem ganzen Bau, soweit derselbe bisher überhaupt bekannt ist, den typischen Hemistominen so ähnlich, daß es ihnen meiner Ansicht nach zugerechnet werden muß.

Körperform.

Zunächst will ich bemerken, daß bei Diesing Widersprüche in der Größe der einzelnen Körperteile in seinen Figuren gegenüber der Beschreibung vorhanden sind. Seine Messungen und die von mir nach seinen Abbildungen gegebenen sind somit etwas mit Vorsicht aufzunehmen.



Textfig. A_3.

H. grande (Dies.). Totalansicht eines jugendlichen Tieres von der Ventralfläche. 46 : 1. Krause gez. *d*, Darmschenkel; *e*, Exkretionsgefäß; *ms*, Mundsaugnapf; *ph*, Pharynx; *s*, Bauchsaugnapf; *z*, Zapfen.

Die Länge beträgt nach Diesing (21) 2,2—4,4 mm, nach seinen Figuren bis 4,7, nach Brandes (6, 7) 3—4 mm; die beiden jugendlichen Restexemplare sind 1,75 und 2,0 mm lang. Nach Diesing und Brandes ist der Vorderkörper etwas länger als der Hinterkörper, nach den Figuren dagegen sind beide genau gleich lang, oder der Vorderkörper übertrifft den Hinterkörper um mehr als das $2^1/_2$ oder sogar das Dreifache. Die Maße des ersteren sind nach den Figuren: Länge 1,9—3,4 mm, Breite 1,9—3,1 mm, des letzteren entsprechend 1,25—1,9 und 0,55 bis

0,9 mm. Der Vorderkörper hat eine sehr mannigfache Gestalt. Er ist im Umriß querelliptisch oder eiförmig oder auch lindenblattähnlich (Fig. A_3), wobei man sich jedoch die der Spitze eines solchen Blattes gegenüberliegende Kerbe fortdenken muß. Nach DIESINGS Fig. 12 kann der Vorderkörper im Umriß sogar langgestreckt elliptisch sein; die Länge dieses Tieres würde 2,3 mm sein, die des Vorderkörpers 1,6, die des Hinterkörpers 0,7 mm, endlich die Breite des Vorderkörpers 0,5 mm. Ich habe die Maße dieses Tieres hier besonders angegeben, weil seine Gestalt zu sehr von den andern abweicht.

Das Vorderende hat nach DIESINGS Abbildungen sehr mannigfache Gestalt, da es ganzrandig ist, oder jederseits eine tiefe Kerbe oder auch eine kegelförmige Hervorstülpung trägt. Der hintere Teil des lamellösen Vorderkörpers ist gewöhnlich ventralwärts eingeschlagen, der ganze Abschnitt meist leicht ausgehöhlt, oder beide Körperhälften (linke und rechte) können auch nach dorsal zurückgeschlagen sein, sogar so weit, daß sich die Dorsalflächen berühren. Alle diese Formen können kombiniert sein. Dicht hinter dem Bauchsaugnapf oder auch ein größeres Stück von ihm entfernt, liegt der halbkuglige oder pilzhutförmige Haftzapfen, dessen Umriß kreisförmig oder querelliptisch ist. Sein Durchmesser ist nur etwa halb so groß als die Breite des Hinterkörpers oder größer als die ganze. Die Mitte des Haftapparates ist meist eingesenkt; der Eingang in den Hohlraum macht sich als dreistrahliger oder kreuzförmiger Spalt oder auch als Schlitz bemerkbar.

Der Hinterkörper kann bis zu 90° nach dorsal gegen den Vorderkörper gewinkelt sein und hat zylindrische oder langgestreckt ellipsoidische oder auch keulenförmige Gestalt. Er ist in den letzten Teil des Vorderkörpers auf der Dorsalfläche eingefügt. Seine geringe Entwicklung in Fig. A_3 steht wohl zweifellos mit der noch mangelnden Ausbildung der Geschlechtsorgane in Zusammenhang.

Anatomie.

Saugnäpfe und Darm. Mundsaugnapf und Pharynx sind nach BRANDES gleich groß, dies dürfte jedoch nur für die Länge gelten. Der mitunter vorgewölbte Bauchsaugnapf liegt nach BRANDES in der Mitte des Vorderkörpers, nach DIESINGS Figuren kann er jedoch bis auf zwei Drittel der Länge nach hinten gerückt sein. Nach BRANDES soll er etwas größer als der Mundsaunapf sein, so ist es auch bei den beiden Restexemplaren der Fall.

Die Darmschenkel divergieren hinter der Gabelung ziemlich stark,

bei querelliptischem Umriß des Vorderkörpers ist ihre Entfernung nach DIESINGS Abbildungen am größten in dessen Mitte, bei elliptischem oder eiförmigem ziehen sie dagegen größtenteils parallel. Am hinteren Ende des Vorderkörpers nähern sie sich wieder sehr stark, um in den engen Hinterkörper einzutreten.

Geschlechtsorgane. Über die Geschlechtsorgane sagt BRANDES: »Dotterstöcke gering entwickelt, an der Bauchseite der vorderen Region des cylindrischen Körperteils und in der mittleren Partie des blattförmigen bis etwas vor den Bauchsaugnapf. Hoden mehrfach gelappt, der erste über das bauchwärts vor ihm liegende Ovarium zu beiden Seiten herübergreifend. Mündung der Bursa (Genitalatrium) etwas nach rückwärts gebogen. Der Ausführungskanal der männlichen Samenblase mündet in den Uterus vor dessen Eintritt in den ausstülpbaren Genitalkegel.« Diese Angaben habe ich nicht nachprüfen können, auch nicht einmal die Lage der Dotterstöcke, die in den ungefärbten Exemplaren wegen zu schlechter Erhaltung nicht deutlich genug hervortraten.

Wirte.

Im Darm von *Ardea egretta* Gmelin und *A. Agami* Gmelin in Brasilien gefunden (W.S.). v. LINSTOW (35) gibt wohl nur irrtümlich *Nyctea nyctea* (L.) an.

14. H. cordatum Dies.

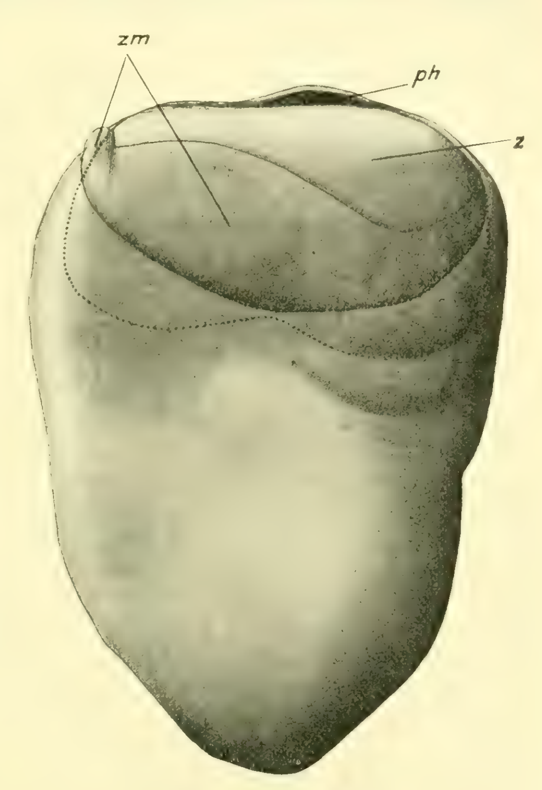
Geschichte.

DIESING (20) liefert uns 1850 die erste kurze Beschreibung, die dieselben Irrtümer aufweist wie bei andern Arten. Die Tiere hat er im Jahre 1839 in Steiermark im Darm von *Felis catus ferus* gefunden. Die erste Beschreibung wird 1855 und 1858 (21, 22) wiederholt, und außerdem (21) die Ventral- und Dorsalansicht eines Tieres ziemlich richtig abgebildet. Als Nächster hat erst BRANDES über diese Art gearbeitet. Seine Beschreibung und die Abbildungen ([7], Taf. XL, Fig. 18—20) entsprechen bis auf kleinere Irrtümer den wirklichen Körperverhältnissen. Ganz besonders macht er auf das Fehlen des Mund- und Bauchsaugnapfes aufmerksam, auch liefert er einige aus Schnitten erhaltene Angaben über den Bau des Haftzapfens. Die Geschlechtsorgane bildet er in seiner Fig. 19 ab. Eine anatomische Untersuchung dieser Art konnte ich aus Zeitmangel nicht vornehmen.

Der Beschreibung und der Abbildung liegen Exemplare der W.S. aus *Felis catus ferus* (Fl. 20) zugrunde.

Körperform.

Die Länge beträgt nach DIESING (20) 3,3, nach BRANDES 3 mm. Da das Material aus der Wiener Sammlung stark zerfallen war, habe ich nur zwei Tiere zu den Messungen benutzt, die beide ziemlich genau 2,1 mm lang waren. Der ganze Körper ist in dorsoventraler Richtung stark abgeflacht (Fig. B_3). Der Hinterkörper soll nach DIESING (21) länger als der Vorderkörper sein, nach der Abbildung von BRANDES ([7], Taf. XL, Fig. 19) und auch meinen Beobachtungen war der Vorderkörper dagegen etwas länger. Dieser ist bei den von mir gemessenen Tieren etwa 1,1 und 1,2 mm, der Hinterkörper 0,97 und 1,0 mm lang. Beide Abschnitte sind kaum voneinander getrennt (Fig. B_3), da sich eine Einschnürung nur sehr wenig bemerkbar macht. Der Vorderkörper ist stets um ein Geringes breiter als der Hinterkörper; die Breite des ersteren beträgt 1,1 und 1,4, die des letzteren 1,0 und 1,2 mm.



Textfig. B_3.

H. cordatum DIES. Totalansicht von der Ventralfläche. Die punktierte Linie deutet die hintere Kontur des Zapfens an. 60 : 1. KRAUSE gez. *ph*, Pharynx; *z*, Zapfen; *zm*, Zapfenmembran.

Die Gestalt des Vorderkörpers ist nach den Abbildungen von DIESING und BRANDES etwa umgekehrt herzförmig. In dem von mir abgebildeten Tier (Fig. B_3) tritt diese Form kaum hervor, es weist in der Gestalt gegenüber andern anscheinend überhaupt einige Abweichungen auf. Der mächtig entwickelte Haftzapfen (*z*) ist in den Figuren von DIESING und BRANDES gar nicht von dem hinteren Rand des Vorder-

körpers bedeckt, in meiner Fig. B_3 dessen hinterer Abschnitt. Der Haftapparat nimmt fast die ganze Ventralfläche des Vorderkörpers ein und hat etwa umgekehrt herzförmige Gestalt. (In Fig. B_3 tritt diese Form kaum hervor; die punktierte Linie deutet die verdeckte Kontur des Haftapparates an). In der Medianebene ist er in DIESINGS Figur tief gefurcht, in der von BRANDES ist diese Eigenschaft nicht ausgeprägt, und auch in den von mir beobachteten Exemplaren ist sie kaum vorhanden. In Fig. B_3 ist der Haftzapfen von hinten her bis auf ungefähr $^2/_3$ seiner Länge von einer Membran (*zm*) bedeckt, die im rechten vorderen Teil des Tieres zu einem kleinen Höcker zusammengeschoben ist. Von da ab verläuft ihre vordere Kontur in großem Bogen zur linken Körperhälfte hinüber, wo sie sich nach vorn wendet. Über die Funktion und den Bau dieser Membran kann ich mich natürlich nicht mit Sicherheit aussprechen, als wahrscheinlich kann man annehmen, daß sie in irgend einer Weise bei der Anheftung des Tieres behilflich ist. BRANDES hat diese Zapfenmembran nicht bemerkt. Das vorderste Ende des Tieres ist vom Haftzapfen nicht bedeckt, so daß ein Teil des Pharynx (*ph*) vor ihm sichtbar ist; die Länge des Zapfens beträgt nach meinen Messungen 0,77 und 0,72 mm, die Breite 0,75 und 1,2 mm.

Die Seitenränder des Hinterkörpers verlaufen in der vorderen Hälfte ungefähr parallel, in der hinteren nähern sie sich sehr schnell und umgrenzen eine stumpf kegelförmige Spitze. Am Hinterende deutet DIESING (21) den großen querelliptischen Eingang ins Genitalatrium an. (Folgende etwas sonderbare Bemerkung DIESINGS (21) sei noch angeführt: »Die meisten Individuen waren mit ihrem Hinterende an der inneren Darmwand angesogen«.)

Anatomie.

Saugnäpfe und Pharynx. Über den Mundsaugnapf und Pharynx sagt BRANDES (7): »Mundsaugnapf fehlt, eine Einbuchtung des Körpers führt in den großen eiförmigen Pharynx. Ich spreche denselben nicht als Mundsaugnapf an, wie man vielleicht fordern möchte, weil ihm die Ringmuskeln fast gänzlich fehlen; außerdem liegt er nicht ganz terminal und zeigt den eiförmigen Habitus des Pharynx: daher nehme ich an, daß der Mundsaugnapf rudimentär geworden und verschwunden ist«. Ich kann diesem zustimmen bis auf die Stelle, die sich auf die Ringmuskeln bezieht, da ich keine Schnitte untersucht habe. Die Größe des Pharynx ist nach BRANDES 0,2 mm, bei dem einen von mir untersuchten Tier, wo er deutlich sichtbar war, zeigt er eine Länge

von 0,17 und Breite von 0,22 mm (vielleicht ist die querellipsoidische Form auf Kontraktionen zurückzuführen). Der Bauchsaugnapf ist nach BRANDES ebenfalls nicht vorhanden, auch ich habe ihn im Totalpräparat nicht finden können.

Geschlechtsorgane. Auf die von BRANDES kurz beschriebenen und auch abgebildeten Geschlechtsorgane will ich nicht eingehen. Fraglich erscheint es mir jedoch, daß die Hoden nebeneinander liegen sollen.

Auf der Grenze von Vorder- und Hinterkörper sind große Mengen von Eiern angehäuft, die eine Länge von 0,117 und Breite von 0,070 mm haben.

Wirte.

Im Darm von *Felis catus ferus* von DIESING in Steiermark gefunden.

15. H. pedatum Diesing 1850.

Geschichte.

Die Geschichte dieser Art, die von NATTERER in Brasilien gefunden ist, ist der von *H. cordatum* sehr ähnlich. Hervorzuheben ist, daß DIESING ([21], Taf. I, Fig. 20, 22, 24) die Körperform in Ventral- und Dorsalansicht vorzüglich wiedergibt. BRANDES gibt 1888 (6, 7) eine Beschreibung des Habitus und der Geschlechtsorgane, die außerdem von ihm abgebildet werden ([7], Taf. XL, Fig. 14). Auf die Unzulänglichkeit der auf die Körperform bezüglichen Angaben werde ich weiter unten zurückkommen.

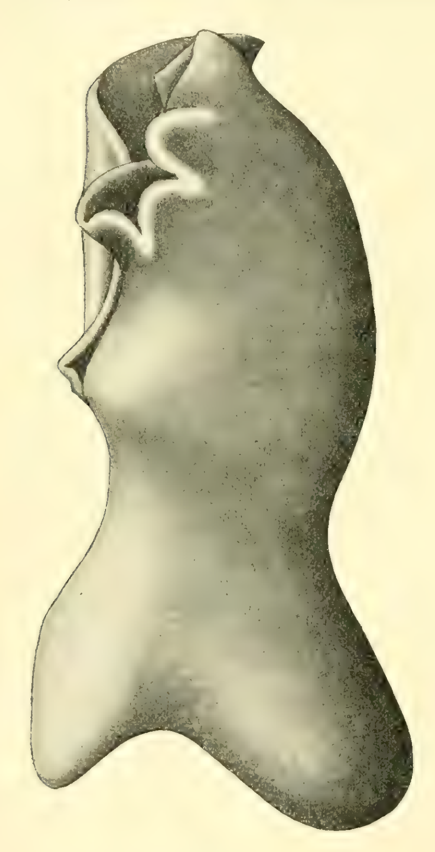
Eine anatomische Bearbeitung dieser Art mußte ich mir aus Zeitmangel versagen.

Der Beschreibung und der Abbildung liegen Exemplare der W.S. (Fl. 26) aus *Metachirus nudicaudata* E. Geoff. zugrunde.

Körperform.

Die Länge beträgt nach DIESING 3,3—4,4 mm, nach BRANDES (7) 3—4 mm; nach meinen Messungen an den größten und kleinsten geschlechtsreifen Tieren ist sie 1,85—3,8 mm. Vorder- und Hinterkörper sind nach DIESING gleich lang, dies entspricht jedoch nicht den Tatsachen, denn nach seinen Abbildungen und meinen Beobachtungen ist der Vorderkörper stets mehr oder weniger, bis mehr als doppelt so lang als der Hinterkörper. Nach meinen Messungen schwankt die Länge des Vorderkörpers zwischen 1,25 und 2,6 mm, die des Hinterkörpers zwischen 0,60 und 1,2, nach DIESINGS Figuren zwischen 1,3 und 1,7 mm. Die Breite des Vorderkörpers beträgt 0,9—1,0, nach DIESINGS Abbildungen 1,5—1,75 mm, die

des Hinterkörpers entsprechend 0,58—0,69 und 1,0—1,05 mm. Die Grenze zwischen beiden Körperteilen ist durch eine flache Einschnürung deutlich erkennbar, hier beträgt die Breite nur 0,47—0,68, nach DIESINGS Figuren bis 0,9 mm. Über Vorder- und Hinterkörper sagt BRANDES: »Die Teilung in vorderen und hinteren Körperteil gänzlich verwischt. Es ist eine Einschnürung vorhanden, diese trennt aber nur die mächtig entwickelte Bursa copulatrix vom übrigen Körper«. Diese Auffassung ist meiner Ansicht nach nicht berechtigt. Da der ganze Körper durch die Einschnürung in zwei Abschnitte geteilt ist, muß man diese auch als Vorder- und Hinterkörper ansprechen, gleichviel ob die Geschlechtsorgane ganz im ersteren liegen, oder ob der letztere nach BRANDES nur das »mächtig entwickelte« Genitalatrium enthält.



Textfig. C_3.
H. pedatum Dies. Totalansicht von der Seite. 46 : 1. KRAUSE gez.

Die ganze Ventralfläche des Vorderkörpers ist von den stark ausgebildeten und ventralwärts umgeschlagenen, lamellösen Seitenrändern bedeckt, die häufig dem ganzen Teil eine becherförmige Gestalt geben. (In Fig. C_3, tritt diese Form kaum hervor, da die Lamelle stark gefaltet ist.) In der Medianebene ist die Lamelle auf der Ventralfläche bis zum Hinterkörper aufgeschlitzt, ihr vorderer Teil ist stark wellenförmig. DIESING (21) gibt darüber eine kurze Notiz von NATTERER wieder: »Jener dünne häutige Teil war in ständiger Bewegung, als ob sie (die Tiere) sich ansaugen und etwas anfassen wollten; doch nie war er ganz flach ausgebreitet, sondern immer mit aufgebogenem runzlichtem Rande«. Der Haftzapfen ist nach BRANDES' und DIESINGS Abbildungen fast kreisrund und nach dem letzteren außerdem auf seiner Ventralfläche median gefurcht (in Fig. C_3 ist er vollkommen verdeckt).

Der Hinterkörper ist recht merkwürdig gestaltet. BRANDES ([7], S. 588) sagt darüber: »Der Hinterkörper weist eine starke Ausladung an der Bauchseite auf, an deren Ränder die lamellösen Partien des Vorderkörpers anschließen. Der hintere cylindrische Körperteil sehr kurz, aber umfangreich.« Dieses ist so unzulänglich ausgedrückt, daß man sich nur mit Hilfe einer Abbildung etwas darunter vorstellen kann. Der Hinterkörper zeigt an seinem Ende eine große Entfaltung in dorsoventraler Richtung, infolgedessen ist hier der Durchmesser recht beträchtlich größer als in andern Regionen. Ziemlich genau vom Hinterende her oder vielmehr etwas stärker von der Ventralfläche (Fig. C_3) weist dieser Teil in dorsoventraler Richtung eine tiefe Einbuchtung auf, die das ganze Hinterende fußähnlich gestaltet. Wenn ich bei dem Vergleich bleiben darf, so würde die kleinere, kegelförmige, ventral liegende Ausbuchtung die Hacke, die beträchtlich größere, mehr zylindrisch gestaltete, dorsale den Vorderteil eines Fußes versinnbildlichen. Das Ende des kegelförmigen, ventralen Teiles ist kurz, das des zylindrischen, dorsalen halbkuglig abgerundet. Bei einem Blick von der Ventralfläche verdeckt der ventrale den größten Teil des dorsalen, der stets am meisten weit nach hinten reicht. Der Umriß des Hinterkörpers von der Ventral- oder Dorsalfläche gesehen, kann dem stumpfen Ende eines Eies verglichen werden.

Anatomie.

Saugnäpfe und Pharynx sind nach BRANDES »verhältnismäßig groß«, der Bauchsaugnapf soll »unbedeutender« sein. Nach meinen Messungen zeigte der Mundsaugnapf eine Länge von 0,095—0,12 und eine Breite von 0,060—0,11 mm. Der Pharynx hat breit ellipsoidische bis kuglige Gestalt und ist ungefähr ebenso groß wie der Mundsaugnapf, seine Länge schwankt zwischen 0,086 und 0,11 mm, seine Breite zwischen 0,077 und 0,10 mm. Dies dürfte wohl den Angaben von BRANDES entsprechen, anders steht es jedoch mit dem Bauchsaugnapf, der nämlich ebenso groß wie jene Organe oder sogar noch etwas größer (bei einem Tier) ist. Seine Länge beträgt 0,094—0,11, die Breite 0,099 bis 0,13 mm, er liegt ein kurzes Stück vor dem Haftzapfen.

Die Eier sind oft im letzten Teil des Vorderkörpers angehäuft und haben eine Länge von 0,081 und Breite von 0,050 mm.

Wirte.

Im Darm von *Didelphys marsupialis* L. und *Metachirus nudicaudata* E. Geoff. in Brasilien gefunden. W. S.

16. H. podomorphum (Nitzsch) Dies.

(*Holostomum podomorphum* Nitzsch 1819.)

Im Darm von *Pandion haliaetus* (L.) von Nitzsch gefunden. (Abgebildet in Literaturverzeichnis 50, Taf. IV, Fig. 8—10).

Hat mir nicht vorgelegen.

17. H. auritum (Duj.) Dies.

(*Holostomum auritum* Dujardin 1845.)

Im Darm von *Strix flammea* (L.) in Frankreich gefunden (Dujardin [23]).

Hat mir nicht vorgelegen.

18. H. spathulaeforme (Brandes).

(*Diplostomum spathulaeforme* Brandes 1888.)

Von Brandes (6, 7) nur »in einem Exemplare« im Darm von *Asio otus* (L.) gefunden. Brandes ([7], S. 581) glaubt »dies Vorkommen auf eine Fütterung mit *Tetracotyle colubri* zurückführen zu dürfen, möchte daher *Otus vulgaris* nicht ohne weiteres als wirklichen Wirt bezeichnen«. *Tetracotyle colubri* ist inzwischen durch die Gebrüder Ehrhardt (10, 11) als Larve von *Holostomum variabile* Nitzsch erkannt worden. Die Beschreibung des *H. spathulaeforme* durch Brandes ist zu einem einigermaßen zuverlässigen Urteil unzureichend; ich vermute jedoch, daß die Art mit dem oben beschriebenen *H. attenuatum* identisch ist. Wolffhuegel (80) gibt als Wirte an: *Sarcorhamphus gryphus* Geoffroy, *Accipiter nisus* (L.) und *Buteo buteo* (L.).

19. H. triangulare Johnston 1904.

Im Darm von *Dacelo gigas* in Australien gefunden.

Hat mir nicht vorgelegen.

20. H. intermedium Johnston 1904.

Im Darm von *Cygnus atratus* in Australien gefunden.

Hat mir nicht vorgelegen.

III. Systematische Schlußfolgerungen.

Die Aufstellung eines natürlichen Systems der Hemistominen stößt deshalb auf Schwierigkeiten, weil erst zehn Arten anatomisch untersucht sind. Drei von diesen Species nehmen jedoch gegenüber den andern eine so weitgehende Sonderstellung ein, daß sie in besonderen Gattungen, und zwar sind es zwei, untergebracht werden müssen.

Diese drei Arten kommen in Säugetieren vor und sind unter sich näher verwandt als mit den andern Hemistominen, die in Vögeln leben.

Am meisten gesondert steht *Hemistomum alatum* (Goeze) Dies. da; als zukünftigen Gattungsnamen schlage ich das älteste Synonym von *Hemistomum*, *Alaria* Schrank, vor. Folgende Merkmale finden sich nur bei *Alaria alata*: Das Vorderende trägt zwei kleine Tentakeln. Der vordere Hoden liegt gänzlich in einer Körperhälfte, die Ursprungsstelle seines Vas efferens findet sich auf seiner medianen Fläche. Beide Hoden sind stark gelappt. Die hintere Fläche des Keimtocks ist mit einer medianen Einschnürung versehen, in der die Ursprungsstelle des Oviducts liegt. Das Mehlissche Organ reicht bis zum Vorderkörper nach vorn. Die paarigen Dottergänge ziehen etwa in der Mitte von Ventral- und Dorsalfläche des Hinterkörpers parallel zur Körperwandung nach hinten. Der Uterus windet sich sehr reichlich und bildet im hintersten Abschnitt des Haftapparates ein großes Knäuel. Außer den genannten Merkmalen sind für eine Gattungsdiagnose noch andre von Wichtigkeit, die sich allerdings auch bei einzelnen andern Hemistominen finden. Erwähnen will ich hier nur die Form und den Bau des Haftapparates, Verteilung der Dotterstöcke, Bau des Genitalatriums und Anordnung der Exkretionsorgane im Vorderkörper.

Eine andre Gattung bilden *Hemistomum clathratum* Dies. und *pseudoclathrathum* n. sp., die sehr nahe verwandt sind. Als neuen Gattungsnamen schlage ich wegen der Verwandtschaft mit *Alaria alata* *Paralaria* vor, als Typus des Genus die ältere Art. Unter den Merkmalen, die allein bei diesen beiden Species vorkommen, sind hervorzuheben: Die Kopfdrüsen münden in kleinen, saugnapfähnlichen Gruben aus. Das Hinterende der Hoden ist durch meridianähnlich verlaufende Längsrillen in 3—5 große Lappen geteilt. Die Ursprungsstellen der Vasa efferentia finden sich am Hinterende der Hoden in der medianen, ventralen Rille. Der Keimstock liegt symmetrisch in der Mitte des Körperquerschnittes. Die paarigen Dottergänge ziehen vom Vorderkörper auf der Ventralfläche der Darmschenkel nach hinten. Der Uterus bildet im letzten Abschnitt des Haftapparates ein kleines Knäuel oder knickt dort einfach um. Im Haftapparat finden sich in der Medianebene etwa 6—7 dorsoventrale Exkretionsgefäße, die im Totalpräparat stets deutlich sichtbar sind, und aus denen nahe der dorsalen Körperwand etwa 12 transversal ziehende Kanäle hervorgehen. Im Darm von *Lutra*. Außer diesen Besonderheiten der beiden Arten zeigen sie noch Ähnlichkeit in der langgestreckten Gestalt und dem inneren Bau des Haftapparates, dem Verlauf der männlichen und weiblichen Leitungs-

wege, der Lage des MEHLISschen Organs, der Verteilung der Dotterstöcke und dem Bau des Genitalatriums.

Die Frage, ob aus einzelnen der sieben andern von mir untersuchten Hemistominen besondere, scharf abgegrenzte Gattungen zu bilden sind, muß ich offen lassen. Einzelne Arten, so namentlich *H. ellipticum*, nehmen eine gewisse Sonderstellung ein.

Königsberg i. Pr., im März 1914.

D. Literaturverzeichnis.

1. ABILDGAARD, P. CHR., Allgemeine Betrachtungen über Eingeweidewürmer, in: Schriften der naturforschenden Gesellschaft, Bd. I, 1. Abt., Kopenhagen 1790, deutsch 1793.
2. ANACKER, Saugwürmer, in: Encyklopädie der gesamten Thierheilkunde und Thierzucht, hrsg. v. KOCH, Bd. 9, Wien und Leipzig 1892.
3. BLAINVILLE, MAR. H. DUCR. DE, Vers, in: Dictionnaire des sciences naturelles, Bd. 53, Paris und Straßburg 1828.
4. BLANCHARD, EMILE, Recherches sur l'organisation des vers, in: Annales des sciences naturelles, 3. série, Zoologie, Bd. 8, Taf. X, Paris 1847.
5. BRANDES, G., Über das Genus Holostomum Nitzsch, Vorläufige Mitteilung, Zoolog. Anzeiger, Jahrg. 1888, Nr. 285, Bd. 11.
6. — Die Familie der Holostomeae. Ein Prodromus zu einer Monographie derselben, Inaug.-Diss., Leipzig 1888.
7. — Die Familie der Holostomiden, in: Zoolog. Jahrbücher, Abteil. für Systematik, Bd. 5, Jena 1890.
8. — Revision der Monostomiden, in: Centralbl. für Bakteriol. und Parasitenkunde, Bd. 12 (15), Jena 1892.
9. BRAUN, M., Vermes, in: BRONNS Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Leipzig 1892.
10. — Helminthologische Notizen, IV, zur Entwicklung der Holostomen, in: Centralbl. f. Bakteriol. und Parasitenk., Bd. 15 (18), Jena 1894.
11. — Zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden. Nach den Untersuchungen der Herren ALFRED und OSCAR EHRHARDT mitgeteilt, in: Zoolog. Anzeiger, Bd. 17, Leipzig 1894.
12. BREMSER, JOAN. GODOFR., Icones helminthum systema Rudolphi entozoologicum illustrantes, 18 Taf., fol., Wien 1824.
13. COBBOLD, THOMAS SPENCER, Observations on entozoa with notices of several new species, including an account of two experiments in regard to the breeding of Taenia serrata and T. cucumerina, in: Journ. of the Proceedings of the Linnean Society of London, 1858, Bd. 22.
14. — Synopsis of the Distomidae, in: Journ. of the Proceedings of the Linnean Society of London, Zoology, Bd. 5, 1861.
15. CREPLIN, FRID. CHRIST. HENR., Observationes de entozois, Teil I, Greifswald 1825.
16. — Novae observationes de entozois, Berlin 1829.

17. Creplin, Frid. Christ. Henr., Distoma, in: Allgem. Encyklopädie der Wissenschaft. und Künste (Ersch und Gruber), Bd. 29, Nachtrag S. 309—329, Leipzig 1837.
18. — Eingeweidewürmer, Binnenwürmer, Thierwürmer, in: Allgem. Encyklopädie der Wissenschaft. und Künste (Ersch und Gruber), 1. Sekt., Bd. 32, Leipzig 1839.
19. — Nachträge zu Gurlts Verzeichnis der Tiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind, in: Archiv für Naturgesch., 12. Jahrg., Bd. 1, Berlin 1846.
20. Diesing, C. M., Systema Helminthum, Bd. 1, Wien 1850.
21. — Neunzehn Arten von Trematoden, in: Denkschrift. der K. Akad. d. Wissen. schaft., math.-naturw. Classe, Bd. 10, 1. Abt., Wien 1855.
22. — Revision der Myzhelminthen, Abteilung Trematoden, in: Sitzber. der K. Akad. der Wissenschaft., math.-naturw. Classe, Bd. 32 (23), Wien 1858.
23. Dujardin, Félix, Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux, Paris 1845.
24. Fischer von Waldheim, Gotthelf, Notata quaedam de enthelminthis una cum recensione specierum duarunque novarum a Cl. Miram Museo Academico donatarum, in: Bulletin de la Société imperiale des naturalistes, Moskau 1840.
25. Fraipont, Jul., Recherches sur l'appareil excréteur des Trematodes et des Cestoides, in: Archives de Biologie, Bd. 1, Paris 1880.
26. Gmelin, Johann Friedr., Systema naturae, pt. 6 (Vermes), Leipzig 1789 und 1790.
27, Goeze, I. A. E., Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper, Blankenburg 1782.
28. Gurlt, E. F., Lehrbuch der pathologisch. Anatomie der Haus-Säugethiere. Nebst einem Anhange, welcher die Beschreibung der bei den Haus-Säugethieren vorkommenden Eingeweidewürmer enthält, Bd. 1, Taf. VIII, Berlin 1831.
29. Johnston, S. J., On some species of Holostomidae from Australien birds. (Contributions to a knowledge of Australien Entozoa), in: Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, Bd. 29, Sydney 1904.
30. Kopczynski, Paul, Über den Bau von Codonocephalus mutabilis Dies., Inaug.-Diss., Königsberg i. Pr. 1906.
31. Kowalewski, Materyaly do fauny helmintologicznej pasorzytniczej polskiej. II., in: Akademia umie jetności w Krakowie Sprawozdanie Komisyi fizyograficznej . . . oraz Materyjaly do fizygrafii krajowej, Bd. 31 (2), Krakau 1896.
32. Leuckart, Rud., Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten, I. Aufl., Bd. 1, Leipzig und Heidelberg 1863.
33. — Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten, II. Aufl., Bd. 1, 2. Abt., Leipzig 1886—1901.
34. v. Linstow, Otto, Enthelminthologica, in: Archiv f. Naturgesch., 43. Jahrg., Bd. 1 (2), Berlin 1877.
35. — Compendium der Helminthologie, Hannover 1878.
36. — Nachtrag zum Compendium der Helminthologie, Hannover 1889.
37. — Entozoa des zoolog. Museums der Kaiserl. Akad. der Wissenschaft. zu St. Petersburg, 2, in: Extrait de l'Annuaire du Musée zoologique de l'Acad. impériale des Sciences, Bd. VIII, St. Petersburg 1903.

38. v. Linstow, Otto, Neue und bekannte Helminthen, in: Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. System., Bd. 24, Jahrg. 1907, Jena 1906.

39. Lönnberg, Einar, Mitteilungen über einige Helminthen aus dem zool. Museum der Universität Kristiania, in: Biologiska Föreningens Förhandlingar, Bd. 3, Stockholm 1891.

40. Lühe, Max, Trematodes, in: Süßwasserfauna Deutschlands, hrsg. von Brauer, Heft 17, Jena 1909.

41. Macleay, W., Exhibition of four immature specimens of Holostoma alatum from a very young puppy, in: The Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, Bd. 10, Sydney 1886.

42. Mataré, Franz, Über eine neue Tetracotyle im Hirn von Phoxinus laevis, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 94, Leipzig 1910.

43. Mehlis, E., Novae observationes de entozois, Auctore Dr. Creplin, in: Isis, hrsg. v. Oken, Jahrg. 1831, Leipzig.

44. Molin, Raffaele, Prospectus helminthum, quae in prodromo faunae helminthologicae Venetae continentur, in: Sitzber. der K. Akad. der Wissenschaft., math.-naturw. Cl., Bd. 33, Wien 1858.

45. — Prodromus faunae helminthologicae venetae adjectis disquisitionibus anatomicis et criticis, in: Denkschrift. der K. Akad. der Wissenschaft., math.-naturw. Cl., Bd. 19, Wien 1858.

46. Monticelli, Franc. Sav., Di alcuni organi di tatto nei tristomidi. Contributo allo studio dei trematodi monogenetici, Parte 1, in: Bollettino della Societa di naturalist. Neapel 1891.

47. Muehling, Paul, Die Helminthen-Fauna der Wirbeltiere Ostpreußens, in: Archiv für Naturgesch., 64. Jahrg., Bd. 1, Berlin 1898.

48. Nathusius, Hermann, Heminthologische Beiträge. 1. Beitrag. Über einige Eingeweidewürmer des schwarzen Storchs, in: Archiv für Naturgesch. von Dr. Wiegmann, Bd. 1, Berlin 1837.

49. Nitzsch, C. L., Artikel Holostomum, in: Nähere Nachricht an die Mitarbeiter der neuen Encyklopädie der Wissenschaft. im Probeheft von Ersch und Grubers Encyklopädie, S. 43, Halle 1816.

50. — Amphistoma, in: Allgem. Encyklopädie der Wissenschaft. und Künste (Ersch und Gruber), Bd. 3, 1 Tafel, Leipzig 1819.

51. v. Nordmann, A., Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Tiere, 1. Heft, Berlin 1832.

52. v. Olfers, Ign. Fr. Mar., De vegetativis et animatis corporibus in corporibus animatis reperiundis commentarius, Teil 1, Berlin 1816.

53. Olsson, Peter, Bidrag till skandinaviens helminthfauna, in: Kongl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, Bd. 14, Stockholm 1876 (1875).

54. Poirier, J., Sur les Displostomidae, in: Archives de Zoologie expérimentale et générale, 2. Série, Bd. 4, Paris 1886.

55. Railliet, Alcide: Quelques rectifications à la nomenclature des parasites, in: Recueil de médecine vétérinaire, Bd. 73, Paris 1896, 8. Série, Bd. 3.

56. Rudolphi, Karl, Asmund, Observationes circa vermes intestinales, pars I, Dissert., Greifswald 1793.

57. — Observationum circa vermes intestinales, pars II, Greifswald 1795.

58. — Fortsetzung der Beobachtungen über die Eingeweidewürmer, in: Wiedemanns Archiv für Zoologie und Zootomie, Bd. 2, Teil 2, Braunschweig 1801.

59. RUDOLPHI, KARL, ASMUND, Fortsetzung der Beobachtung. über die Eingeweidewürmer, in: WIEDEMANNS Archiv für Zoologie und Zootomie, Bd. 3, 1. Teil, Braunschweig 1802.
60. — Neue Beobachtungen über die Eingeweidewürmer, in: Archiv für Zoologie und Zootomie, hrsg. von WIEDEMANN, Bd. 3, Teil 2, Braunschweig 1802.
61. — Entozoorum, sive vermium intestinalium historia naturalis, Amsterdam 1809.
62. — Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi, Berlin 1819.
63. SCHRANK, FRANZ V. PAULA, Verzeichnis der bisher hinlänglich bekannten Eingeweidewürmer, nebst einer Abhandlung über ihre Anverwandtschaften, München 1788.
64. — Förtekning, på några hittils obeskrifne intestinal-kråk, in: Kongl. Vetenskaps Akademiens nya Handlingar, Bd. 11, Stockholm 1790.
65. — Fauna Boica. Durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimischen und zahmen Tiere, Bd. 3, 2. Abt., Landshut 1803.
66. SONSINO, PROSPERO, Notizie elmintologiche, in: Atti della Società toscana di scienze naturali, Processi verbali, Bd. 6, Pisa 1889.
67. STOSSICH, M., Elminti veneti raccolti dal Dr. ALLESSANDRO CONTE DE NINNI, ecc., in: Bollettino della Società adriatica di scienze naturali, Bd. 12, Triest 1890.
68. — Elminti veneti raccolti dal Dr. ALESS. CONTE DE NINNI, Seconda serie, in: Bollettino della Società adriatica di scienze naturali, Bd. 13, Triest 1891.
69. — Osservazioni elmintologiche, in: Glasnik hrv. nav. drůstva, Bd. 7, Agram 1892.
70. — Notizie elmintologiche, in: Bolletino della Società adriatica di scienze naturali, Bd. 16, Triest 1895.
71. — Ricerche elmintologiche, in: Bolletino della Società adriatica di scienze naturali, Bd. 17, Triest 1896.
72. — Note parassitologiche, Triest 1897.
73. — Saggio di una fauna elmintologica di Trieste e provincie conternimi, in: Programma della Civica Scuola Reale superiore publicato alla fine d'ell anno scolastico, Triest 1898.
74. VIBORG, Sammlung von Abhandl. für Thierärzte und Oekonomen, aus dem Dänischen, Bd. 1, Copenhagen 1795.
75. VILLOT, FRANÇ. CH. ALF., L'hémistome du Martin-pêcheur, in: Association française pour l'avancement des sciences, Compte- rend. hebdomad. des séances de la Société de Biologie, 26. session, Paris 1898 (1897).
76. WEDL, R., Anatomische Beobachtungen über Trematod., in: Sitzber. d. K. Akad. der Wissenschaft., math.-naturw. Cl., Bd. 26, Teil 1, Wien 1857.
77. — Über die Helminthenfauna Aegyptens, in: Sitzber. der K. Akad. der Wissenschaft, math.-naturw. Cl., Bd. 44, 1. Abt., Wien 1861.
78. WESTRUMB, Beytrag zur nähern Kenntnis des Genus der Amphistomen, in: Isis, hrsg. von OKEN, Bd. 1, Jena 1823.
79. WOLF, KARL, Beitrag zur Kenntnis der Gattung Braunina Heider, in: Sitzber. der K. Akad. der Wissenschaft., math.-naturw. Cl., Bd. 112, 1. Abt., Wien 1903.

80. Wolffhuegel, Beitrag zur Kenntnis der Vogelhelminthen, Inaug.-Dissert. der Univ. Basel, Freiburg i. Br. 1900.
81. Zeder, D. J. G. H., I. Nachtrag zur Naturgeschichte der Eingeweidewürmer tierisch. Körper von Goeze, Leipzig 1800.
82. — Anleitung zur Naturgesch. der Eingeweidewürmer, Bamberg 1803.
83. Zuern, Die Schmarotzer auf und in dem Körper unserer Haussäugetiere, sowie die durch erstere veranlaßten Krankheiten, deren Behandlung und Verhütung, I. Teil, Tierische Parasiten, 2. Aufl., Weimar 1882.
84. Odhner, T., Zum natürlichen System der digenetischen Trematoden. VI, in: Zool. Anz., Jahrg. 1913, Bd. 42.

E. Erklärung der Tafelfiguren.

Bedeutung der Buchstaben:

d, Darmschenkel;
dgp, paarige Dottergänge;
do, Dotterstockfollikel;
dr, Dotterreservoir;
e, Exkretionsgefäß;
ei, Ei;
ga, Genitalatrium;
gk, Genitalkegel;
h, Hoden;
hadr, Haftapparatdrüse;
k, Keimstock;
kdr, Kopfdrüsen;
m, Mehlissches Organ (Schalendrüse);
ms, Mundsaugnapf;
oe, Oesophagus;
ph, Pharynx;
pph, Präpharynx;
s, Bauchsaugnapf;
t, Tentakel;
ut, Uterus;
vkdr, Vorderkörperdrüsen;
vs, Vesicula seminalis;
z, Zapfen.

Tafel VI.

Fig. 1. *H. spathaceum* (Rud.) Dies. aus *Larus glaucus* Brünn., (Kbg.S., Fl. 10323 Nr. 6). Totalansicht von der Ventralfläche. Der Haftapparat ist tief eingestülpt. 60: 1.

Fig. 2. *H. excavatum* (Rud.) Dies. aus *Ciconia ciconia* (L.), (Kbg.S., Fl. 10323 Nr. 5). Totalansicht von der Ventralfläche. Der Haftapparat ist tief eingestülpt. 60: 1.

Fig. 3. *H. confusum* n. sp. Totalansicht von der Ventralfläche, aus zwei Tieren kombiniert. 60: 1.

Fig. 4. *H. spathula* (Crepl.) Dies. Totalansicht von der Ventralfläche. 64: 1.

Fig. 5. *H. ellipticum* Brandes. Totalansicht von der Ventralfläche. 100: 1.

Fig. 6. *H. pseudoclathratum* n. sp. Totalansicht von der Ventralfläche. 46: 1.

Fig. 7. *H. clathratum* Dies. Totalansicht von der Ventralfläche. 19: 1.

Fig. 8. *H. alatum* (Goeze) Dies. aus *Vulpes alopex* L., (Kbg.S., Fl. 10323 Nr. 4, II. 1894). Totalansicht von der Ventralfläche. 46: 1.

Beiträge zur Anatomie der Leuchtorgane tropischer Käfer.

Von

Erich Geipel.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Leipzig.)

Mit 23 Figuren im Text und Tafel VII und VIII.

Inhaltsverzeichnis.

Die vorliegenden Untersuchungen entstanden auf Anregung von Herrn Geheimrat Prof. Dr. Chun. Es sei mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer für das lebhafte Interesse und die weitgehende Förderung, die er meiner Arbeit zu teil werden ließ, sowie für die Beschaffung des kostbaren Materials meinen besten Dank auszusprechen.

Herrn Prof. Dr. Woltereck und Herrn Privatdozent Dr. Hempelmann danke ich für ihr reges Interesse, Herrn Privatdozent Dr. Steche bin ich für seine vielseitigen und wertvollen Ratschläge zu besonderem Dank verpflichtet.

Material und Technik.

Die Vorstudien zu den vorliegenden Untersuchungen wurden an der in den Auenwäldern Leipzigs sehr häufig auftretenden *Lampyris splendidula* gemacht. Die Tiere wurden in Sublimat-Alkohol-Eisessig, Prikinsäure, zum größten Teil aber in Osmiumsäure in Konzentrationen von $^1/_{10}$—1% auf 4—48 Stunden konserviert. Auch wurde die Holzessig-Osmium-Methode Bongardts mit Erfolg angewandt. Gefärbt wurde mit Hämalaun, Hämatoxylin nach Ehrlich und Heidenhain und Boraxkarmin. Die mikroskopische Untersuchung der konservierten Objekte konnte die Ergebnisse Bongardts im vollen Maße bestätigen. Da Bongardt aber über die Verteilung und vor allem über die Endigung der nervösen Elemente einige Fragen offen gelassen hatte, so wurde versucht, mittels spezifischer Nervenfärbemethoden über diese Punkte Aufklärung zu erlangen. Es wurden deshalb folgende Methoden angewandt: Bethes Toluidin-Molybdänverfahren, Binets Kupfersulfatverfahren, Silberimprägnationen nach Cajal, Golgis Methoden mit Kaliumbichromat, ferner noch Vitalfärbungen und Injektionen mit Methylenblau und Fixationen mit molybdänsaurem Ammoniak nach Zawarzin und Injektionsmethoden nach Dogiel. Wenn alle diese Versuche nicht den erwünschten Erfolg hatten — meistens blieben gerade die Enden der nervösen Elemente ungefärbt — so lag das wohl daran, daß diese Methoden für Wirbeltiernerven, speziell für Säugetiernerven, berechnet sind.

Das Material, welches vorliegender Arbeit zu Grunde liegt, verdanke ich zum größten Teil Herrn Prof. Dr. R. v. Jhering, Direktor des Museum Paulista in Sao Paulo, Brasilien. Er schickte mir im Januar 1912 drei lebende Exemplare von *Pyrophorus noctiluca* und im März 1913 konserviertes Material von *Pyrophorus noctiluca* und einer brasilianischen *Lampyris*-Art, die als *Photinus marginellatus* Olivier bestimmt wurde. Ich nehme gern Gelegenheit, Herrn Prof. R. v. Jhering für das lebende und das ausgezeichnet konservierte Material, wie für seine Bemühungen überhaupt auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Außer diesen amerikanischen Leuchtkäfern verdanke ich Herrn Prof. Dr. R. Woltereck, Leipzig, einige Exemplare von *Luciola africana*. Da dieses Material in Formol

konserviert war und eine nachträgliche Schwärzung mit Osmium auch nach der Holzessig-Osmium-Methode BONGARDTS nicht gelang, so konnte das Material leider nicht zum Studium der Tracheenendzellen herangezogen werden. Dafür aber leistete es sowohl beim Studium des allgemeinen Aufbaues der Leuchtorgane, als vor allem bei dem der Nerven sehr gute Dienste.

Das Material von Prof. v. JHERING war auf meinen Vorschlag hin mit Osmiumsäure $^1/_3$% 24—48 Stunden fixiert, in destilliertem Wasser ausgewaschen und dann bis in 80% Alkohol überführt worden, andre Exemplare waren in Sublimat-Alkohol-Eisessig oder Pikrinsäure konserviert. Sämtliche Fixierungen, vorab aber die mit Osmiumsäure, erwiesen sich als durchaus brauchbar.

Die ersten Exemplare von *Lampyris splendidula* waren ganz geschnitten worden. Es erwies sich aber bald, daß trotz mehrwöchentlicher Behandlung mit Seifenspiritus und Celloidin keine vollständigen und histologisch einwandfreien Schnittserien erzielt werden konnten, da das Chitin auch nach dieser Behandlung noch splitterte. Es wurden daher die Leuchtorgane der brasilianischen und afrikanischen Leuchtkäfer herauspräpariert, was verhältnismäßig leicht gelingt, da die Leuchtorgane dem Chitin direkt anliegen und leicht abgehoben werden können. Schwieriger war immerhin die Präparation der Thoracalleuchtorgane von *Pyrophorus noctiluca*, da das Chitin bei weitem härter ist als bei den Lampyriden. Ferner geschieht es leicht, daß beim Einstechen von Nadeln der Thorax der Länge nach spaltet und eine weitere Präparation in Frage stellt. Es wurden daher Kopf und Thorax in Paraffin eingeschmolzen und das Chitin Stück für Stück mit einer Präpariernadel abgesprengt. Die Präparation des Bauchleuchtorganes wurde von der Dorsalseite her vorgenommen und gestaltete sich bei den gut konservierten Tieren ziemlich leicht, nur bereitet das Abheben der dünnen ventralen Chitindecke einige Schwierigkeit.

Die herauspräparierten Organe wurden dann in Alkohol überführt, im absoluten Alkohol vorsichtig Cedernholzöl hinzugegeben und kamen schließlich je 8—12 Stunden in Cedernholzöl +48° Paraffin und Cedernholzöl +58° Paraffin. Endlich wurden sie noch 4—12 Stunden in 60° Paraffin übertragen, eingebettet und geschnitten. Das Cedernholzöl wurde angewandt, um ein Sprödewerden der Objekte möglichst zu vermeiden. Trotzdem rissen die Schnitte öfters und es wurde daher jeder Schnitt mit Mastix-Collodium überstrichen. Nur auf diese Weise konnten lückenlose, einwandfreie Schnittserien erzielt werden. Gefärbt wurden die Schnitte mit Hämalaun und Hämatoxylin, wobei das

Heidenhainsche Hämatoxylin bei weitem die klarsten Bilder ergab. Als Plasmafarbe diente Orange G, Lichtgrün und Kongorot.

Um den Verlauf der großenTracheenstämme zu studieren, wurden die Leuchtorgane mit Kalilauge 1—3 % oder Natronlauge bis 5% behandelt. Dadurch wurde erreicht, daß die dorsale undurchsichtige Schicht sich auflöste und die Tracheenstämme deutlich hervortraten.

Wie oben erwähnt, stand mir von den tropischen Lampyriden nur konserviertes Material zur Verfügung und ich muß mich daher in der folgenden Ausführung auf rein anatomische Untersuchungen beschränken.

Da die Morphologie der Leuchtorgane der tropischen Lampyriden von der der Elateriden erhebliche Unterschiede aufweist, so wird es sich empfehlen, beide in gesonderter Darstellung zu behandeln, und zwar möge zunächst die Untersuchung über die Anatomie der Leuchtorgane tropischer Lampyriden folgen.

Die Leuchtorgane tropischer Lampyriden.

1. Literaturübersicht.

Die Literatur über die Anatomie europäischer Lampyriden ist sowohl von Bongardt als vor allem von Mangold im Handbuch der vergleichenden Physiologie von Hans Winterstein eingehend gewürdigt worden und es erübrigt sich für mich, näher darauf einzugehen. Die tropischen Lampyriden haben bisher wenig Bearbeiter gefunden, deren Mitteilungen sich auf Notizen biologischer oder physiologischer Art beschränken. Erst im letzten Jahrzehnt sind eingehende Untersuchungen, so vor allem von amerikanischen Forschern, angestellt worden, unter denen sich besonders E. J. Lund und A. B. Townsend mit der Anatomie der Leuchtorgane näher befassen. Auf deren Untersuchungen gedenke ich an geeigneter Stelle zurückzukommen. Die übrigen Arbeiten, wie die von Coblentz, Dermott, Howard, Ives, Seaman und Singh sind fast durchaus physikalisch-chemischer Art. Da aber der anatomische Bau der Leuchtorgane tropischer Lampyriden gegenüber den einheimischen eine ganze Reihe spezifischer Eigenheiten zeigt, außerdem Lund und Townsend viele Fragen offen gelassen haben, sei mir gestattet, eine eingehende Schilderung der Anatomie der Leuchtorgane zu geben.

2. Lage und Gestalt der Leuchtorgane.

Luciola africana, eine Lampyride etwa von der Größe der Männchen von *Lampyris splendidula* ist in den Küstenländern Westafrikas

außerordentlich häufig. Ihr Licht soll das unserer Lampyriden an Intensität übertreffen und sich durch den strengen Rhythmus des Aufblitzens und Verlöschens unterscheiden und so dem Leuchten von *Luciola italica* sehr ähneln. Männchen und Weibchen sind annähernd gleich groß, bei letzterem ist das Abdomen etwas breiter. Das Chitin zeigt in beiden Geschlechtern eine bräunlichgelbe Farbe, die Spitzen der Elytren sind etwas dunkler gefärbt. Als besonderes Charakteristikum sei hervorgehoben, daß sowohl bei den amerikanischen als bei den afrikanischen Lampyriden die Weibchen durch wohlausgebildete Flügel ausgezeichnet sind, eine Reduktion der Flügel wie bei den einheimischen *Lampyris*-Weibchen findet also nicht statt.

Die Leuchtorgane der Männchen von *Luciola africana* liegen auf der Ventralseite des letzten und vorletzten Abdominalsegmentes unmittelbar unter der hier pigmentlosen, glashellen Chitindecke. Die Gestalt der Leuchtorgane entspricht der der Bauchplatten und so erscheint das des vorletzten Segmentes als einheitliche annähernd rechteckig gestaltete Platte, das des letzten als ein in eine flache Spitze ausgezogenes Schild (Textfig. 1). Diese, wie alle folgenden Abbildungen der Leuchtorgane sind nach in Osmium konservierten Tieren angefertigt, die Schicht der Leuchtzellen erscheint daher schwarz, die dorsale, nicht leuchtende Schicht, die an manchen Stellen zu Tage tritt, weiß.



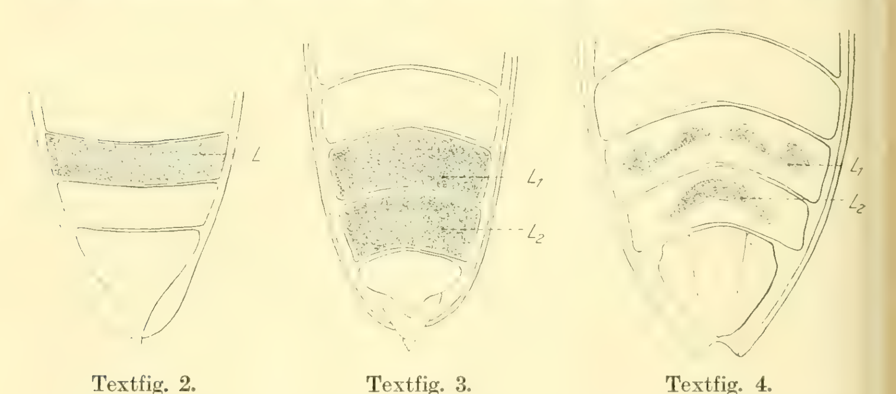
Textfig. 1.
Abdomen von *Luciola africana*, ♂, von der Ventralseite gesehen. Vergr. = 20fach. *L*, Leuchtorgane.

Die Leuchtorgane der Weibchen von *Luciola africana* weichen in der Anordnung und Gestalt von denen der europäischen Lampyriden ab. Bekanntlich liegen die Leuchtorgane der Weibchen von *Lampyris splendidula, noctiluca* und *Luciola italica* teils als knollenförmige, teils als plattenförmige Gebilde auf der Ventral- oder Pleuralseite des Abdomens und sind auf mehrere, meist auf das 4.—7. Abdominalsegment verstreut. Bei *Luciola africana* handelt es sich um ein einziges Leuchtorgan, das als einheitliche Platte im drittletzten Segment gelegen ist (Textfig. 2).

Die brasilianischen Lampyriden sind bedeutend größer als unsere einheimischen und entsprechen ihrer dunkelbraunen Farbe und ihrem ganzen Habitus nach etwa den Männchen von *Luciola italica*. Auch hier besitzt das Weibchen ein breiteres Abdomen und durchaus funk-

tionsfähige Flügel. Die Leuchtorgane des Männchens liegen ventral im 5. und 6. Abdominalsegment als einheitliche, die ganze Bauchplatte ausfüllende Organe. Der proximale Rand des im 5. Segmente liegenden Leuchtorganes ist leicht eingekerbt durch jederseits drei kleine Furchen. In beiden Leuchtplatten wird die durch Osmium geschwärzte Leuchtzellenschicht von der kreidigen Dorsalschicht allseitig an den Rändern umfaßt (Textfig. 3).

Die Leuchtorgane der Weibchen befinden sich ebenfalls im 5. und 6. Abdominalsegment, beide sind bei weitem kleiner als die der Männchen und füllen die Bauchplatten nicht aus. Das Leuchtorgan des 5. Segmentes bildet eine einheitliche, doppelt gelappte Platte, die in der Medianlinie am schmälsten ist, sich etwas verbreitert, um schließ-



Textfig. 2. Abdomen von *Luciola africana*, ♀, von der Ventralseite gesehen. Vergr. = 20fach. *L*, Leuchtorgan.

Textfig. 3. Abdomen von *Photinus marginellatus*, ♂, von der Ventralseite gesehen. Vergr. = 20fach. *L*, Leuchtorgane.

Textfig. 4. Abdomen von *Photinus marginellatus*, ♀, von der Ventralseite gesehen. Vergr. = 20fach. *L*, Leuchtorgane.

lich in ein breites lappenförmiges Gebilde auszzugehen. In der verschmälerten medianen Partie fehlt die Leuchtzellenschicht und die kreidige Dorsalschicht wird sichtbar. Das Leuchtorgan des 6. Segmentes ist annähernd halbmondförmig gestaltet und die Leuchtzellenschicht gleichmäßig verteilt. In beiden Segmenten werden die Leuchtplatten wie bei den Männchen allseitig von der Dorsalschicht umfaßt (Textfig. 4).

Es ist hier vielleicht der Ort, noch einer biologischen Erscheinung zu gedenken. Emery fand bei *Luciola italica* den Darm der Männchen und Weibchen mit Luft erfüllt und blasenartig aufgetrieben und schloß daraus, daß *Luciola italica* im Imaginalleben keine Nahrung mehr aufnimmt. Bei *Luciola africana* und *Photinus marginellatus* konnte festgestellt werden, daß sich im Darm Kotballen vorfanden. Das Epi-

thel des Darmes erwies sich auf Schnitten wohl ausgebildet, ebenso zeigte die Muskulatur des Mitteldarmes keine Degenerationserscheinungen. Es ist daher wohl anzunehmen, daß im Imaginalleben bei diesen Formen eine Nahrungsaufnahme stattfindet.

3. Histologie der Leuchtorgane.

Wie alle Leuchtorgane der Lampyriden, so bestehen auch die der untersuchten tropischen Arten aus zwei voneinander verschiedenen Zellschichten: einer dorsalen, dem Fettkörper unmittelbar anliegenden Zellschicht und einer ventralen, der eigentlichen Leuchtzellenschicht, die vom Chitin durch ein feines Epithel getrennt ist. (Textfig. 6, S. 251, Textfig. 13, S. 263. Tafel VIII Fig. 4 *D* u. *L*.) An konservierten Tieren erscheint die Dorsalschicht weiß, kreidig und undurchsichtig und löst sich leicht in Kali- und Natronlauge auf. Die Ventralschicht ist gelblich durchscheinend und unlöslich. Nach Osmiumbehandlung tritt nur bei der Ventralschicht eine deutliche Schwärzung auf (Textfig. 3 und 4). Bei den untersuchten Lampyriden entfallen vom ganzen Leuchtorgan etwa $^2/_3$ auf die Leuchtzellenschicht, $^1/_3$ auf die Dorsalschicht.

Histologisch stellt die Dorsalschicht ein Gewebe dar, dessen Zellen eng aneinander gedrängt sind und den Charakter eines Plattenepithels tragen, ein Verhalten, welches vor allem am dorsalen Rande des Leuchtorganes in Erscheinung tritt. (Textfig. 13 *do*, S. 263) Die Zellen sind annähernd polyedrisch und deutlich durch Zellmembranen abgegrenzt. Der stets deutlich sichtbare Kern liegt zentral und nimmt Kernfarben in normaler Weise an, wenn auch das Chromatin, verglichen mit dem der Leuchtzellenkerne, lockerer ist (Textfig. 6 *kd*, S. 251). Von den Zellen selbst werden Farbstoffe sehr schwer aufgenommen und außerordentlich leicht wieder abgegeben, ganz im Gegensatz zu den Zellen der Leuchtschicht.

Die Leuchtzellenschicht als eigentlicher Sitz des Leuchtens hebt sich in markanter Weise von der Dorsalschicht ab. Es ist in erster Linie die regelmäßige Anordnung der Zellenelemente, die deutlich hervortritt, ein Verhalten, das bei *Luciola italica* eben angedeutet, bei *Lampyris splendidula* und *noctiluca* nicht vorhanden ist. Betrachtet man einen Horizontalschnitt bei schwacher Vergrößerung, so erscheint die Leuchtzellenschicht wie ein reizvolles Muster, bedingt dadurch, daß die einzelnen Elemente sich in gesetzmäßigem Wechsel wiederholen. Und zwar sind die einzelnen Elementgruppen rosettenförmig angeordnet derart, daß die zuführende Trachee das Zentrum

bildet und die Leuchtzellen und Tracheenendzellen konzentrisch um sie herumliegen (Taf. VII Fig. 1 u. Taf. VIII Fig. 5).

Die Leuchtzellen selbst sind, um dieser Anordnung Genüge leisten zu können, annähernd keilförmig gestaltet. Auf Horizontalschnitten erscheinen sie stumpf kegelförmig, mit ihrem verjüngten Ende nach der Trachee zu liegend (Taf. VII, Fig. 1 *l*), auf Querschnitten rechteckig, beinahe quadratisch (Textfig. 11 *l*, S. 261). Eine Folge dieser Anordnung sind ferner mehr oder minder große Interzellularräume zwischen den einzelnen Zellen, in die die Tracheenendzellen und ihre Ausläufer zu liegen kommen. Die einzelnen Leuchtzellen sind scharf gegeneinander abgesetzt, obgleich eine Membran nicht immer deutlich sichtbar ist. Die Kerne der Leuchtzellen sind kleiner als die der Dorsalzellen, liegen aber wie diese zentral und sind rundlich-oval gestaltet. Das Chromatingerüst scheint dichter zu sein und färbt sich daher intensiver als das der Dorsalzellen. (Textfig. 6 *ke*. S. 251.) Das Plasma der Leuchtzellen ist erfüllt von einer Menge mikroskopisch kleiner Körnchen, die entweder ordnungslos oder in kleinen Kreisen gruppiert in dem Zellplasma gelegen sind (Textfig. 6, S. 251; Textfig. 13, S. 263; Taf. VII, Fig. 1). Auf die große Affinität dieser Körnchen zu Farben jeder Art ist es zurückzuführen, daß sich die Zellen der Ventralschicht von denen der Dorsalschicht scharf sondern; alle angewandten Farben, gleichviel ob es Kern — oder Plasma —, basische oder saure Farbstoffe waren, hatten den Erfolg, daß sich das Plasma der Leuchtzellen stets bedeutend intensiver färbte als das der Dorsalschicht. Der Unterschied ist so stark, daß stets eine deutliche Grenzlinie zwischen den beiden Schichten zu sehen ist, eine Membran freilich, wie manche Forscher annehmen, ist nicht vorhanden (Textfig. 6, S. 251; Textfig. 12, S. 262; Taf. VIII, Fig. 4). Osmium wirkt auf die Leuchtzellen nicht ein und Bräunungen derselben, wie sie Bongardt an Leuchtzellen von *Lampyris splendidula* in unmittelbarer Nachbarschaft von Tracheenendzellen gesehen hat, konnte an vorliegendem Material nicht beobachtet werden. Es wird sich empfehlen, auf die Bedeutung der Körnchen für den Leuchtprozeß erst nach Besprechung der Anatomie der Leuchtorgane einzugehen.

Über die Bedeutung und Beziehung der beiden Schichten zu einander werden von den einzelnen Forschern die verschiedensten Ansichten geäußert. Den älteren Autoren nach verdankt die Dorsalschicht ihre Entstehung der allmählichen Umwandlung der Ventralzellen in Dorsalzellen, sie stellt also gewissermaßen ein Zerfallsprodukt der Ventralschicht dar. Neuere Forscher, wie Lund und vor ihm

schon Emery, weisen auf die Unabhängigkeit der Dorsalschicht von der Ventralschicht hin. So schreibt Emery: »die dorsale und die ventrale Schicht der Leuchtplatten sind aber verschieden genug, um den Verdacht gänzlich auszuschließen, die dorsale Schicht möchte auf Kosten der ventralen im Laufe des Imaginallebens wachsen, und die Uratkonkremente entständen infolge von Veränderungen«. Weiterhin macht Lund mit Recht darauf aufmerksam, daß die Dickenverhältnisse zwischen den beiden Schichten bei den einzelnen Spezies (er untersuchte daraufhin eine ganze Reihe Lampyriden) variiert, daß aber während der Flugzeit keine Schwankungen stattfinden, was doch, wenn die Dorsalschicht auf Kosten der Ventralschicht entstünde, statthaben müßte. Die Beobachtungen Lunds habe ich auch an den vielen, während der Sommer 1911 und 1912 gefangenen und untersuchten Lampyriden machen können; eine merkliche, meßbare Veränderung in den Dickenverhältnissen der beiden Schichten war nicht zu konstatieren. Gegen eine Umwandlung der Ventralzellen in die Dorsalzellen spricht auch der deutliche Farbunterschied, dessen schon gedacht ist. Sollte eine Umwandlung stattfinden, dann müßte sie ganz allmählich geschehen und es müßten Zellen vorhanden sein, die als Bindeglieder zwischen Dorsal- und Ventralschicht angesehen werden könnten. Dem ist aber nicht so, stets tritt eine scharfe Grenze zwischen Ventral- und Dorsalschicht hervor. Degenerationserscheinungen der Dorsalzellen, wie sie von einheimischen Lampyriden beschrieben werden, und Anhäufungen von »products of metabolism«, die nach Lund bedingen, daß das ganze Plasma der Zelle verdrängt wird, konnte ich weder an einheimischen noch an tropischen Lampyriden beobachten. Es handelte sich bei der Dorsalschicht stets um ein histologisch einwandfreies Gewebe mit deutlichen Zellgrenzen und Zellkernen.

Von ganz besonderem Interesse für die Auffassung der beiden Zellschichten scheint mir der markante Größenunterschied zwischen den Kernen der Dorsalzellen und der der Ventralzellen zu sein, Unterschiede, die am besten zahlenmäßig zum Ausdruck gebracht werden sollen. Es wurden jedesmal die größten Durchmesser von Zellkern und Zelle gemessen. Aus einer großen Menge an verschiedenen Präparaten vorgenommenen Messungen ergab sich folgendes: Durchmesser der Dorsalzellkerne im Mittel 0,0112 mm, der der Ventralzellkerne 0,0064 mm, während der Durchmesser der Dorsalzellen 0,0272 mm und der der Ventralzellen 0,0304 mm betrug. Setzt man nun den Durchmesser der Kerne jedesmal gleich 1, so besteht zwischen Kern und Zelle in der Dorsalschicht ein Verhältnis von 1 : 2,45, in der Ventralschicht

ein solches von 1 : 4.7. Es ergibt sich also, daß der Kern der Dorsalzellen beinahe 2mal größer ist als der der Leuchtzellen, obgleich die Zellen nur wenig an Größe verschieden sind.

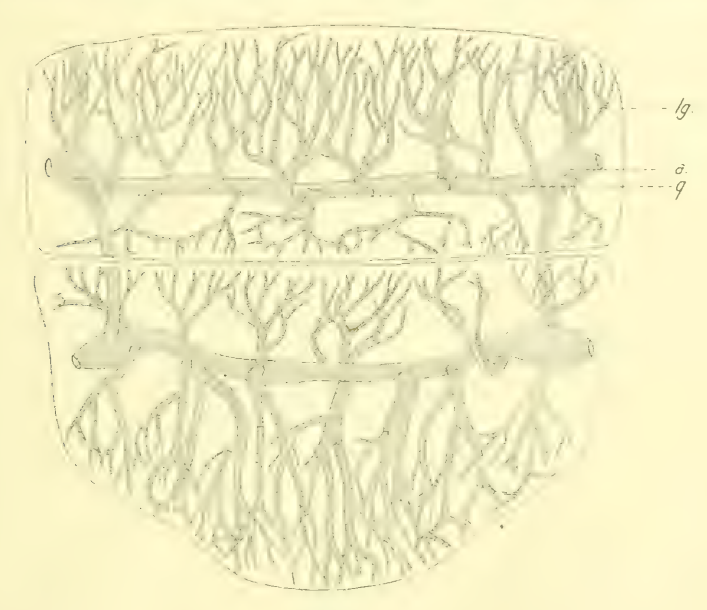
Schließlich sei an dieser Stelle noch erwähnt, daß bei den tropischen Lampyriden zwei Arten von Tracheenendzellen auftreten, von denen die eine ausschließlich auf die Ventralschicht, die andere ausschließlich auf die Dorsalschicht beschränkt ist. Auf deren histologische Details möchte ich an andrer Stelle eingehen. Die soeben beschriebenen Unterschiede zwischen den beiden Zellschichten sind meiner Ansicht nach zu bedeutend, als daß man annehmen möchte, die dorsale Schicht entstünde im Laufe der Flugzeit als ein Abbauprodukt der ventralen Zellen.

Entwicklungsgeschichtlich leiten sich die Leuchtorgane nach den neueren Untersuchungen von VOGEL vom Fettkörper ab, frühzeitig aber erfolgt, wie schon M. SCHULTZE nachweisen konnte, eine deutliche Sonderung in die beiden Zellagen. Daß im Imaginalleben weder die Dorsal- noch die Ventralschicht irgendwelche Beziehungen zum Fettkörper aufweisen, wie von mancher Seite angenommen wird, möge die Abbildung (Taf. VII, Fig. 3) demonstrieren. Der histologische Unterschied ist ohne weiteres ersichtlich. Die Funktion der Dorsalschicht ist gemäß der verschiedenen morphologischen Auffassungen verschieden gedeutet worden. Die Forscher, die die Dorsalschicht für ein Abbauprodukt halten, wollen ihr gar keine Funktion zusprechen, andere Forscher wie KÖLLIKER und neuerdings MANGOLD sehen in der Dorsalschicht eine Reflektorschicht, bestimmt, die Intensität des Lichtes zu erhöhen. Dies hat um so mehr Wahrscheinlichkeit, als die Zellen dieser Schicht mit einer kompakten undurchsichtigen Masse angefüllt sind.

4. Das Tracheensystem der Leuchtorgane.

Das Tracheensystem der leuchtenden Lampyriden unterscheidet sich nur in wenigen auf die Segmente, in denen die Leuchtorgane gelegen sind, beschränkte Abweichungen von den andren Malacodermen. Von den segmental in den Pleuralplatten gelegenen Stigmen, die in Anordnung und Bau der Chitinplatten keine Besonderheiten aufweisen, gehen einerseits Querstämme aus, die das betreffende Segment versorgen, andrerseits Längsstämme, die eine Kommunikation der Atemluft durch das Tier hindurch ermöglichen. Die Leuchtorgane werden von den Tracheenstämmen der entsprechenden Segmente versorgt, deren Stigmata etwas, aber nicht wesentlich größer als die der andren

sind. Um den Verlauf der Tracheen verfolgen zu können, war es nötig, die Objekte mit verdünnter Kali- oder Natronlauge zu behandeln, um die undurchsichtigen Zellen der Dorsalschicht, welche ein Verfolgen der Tracheen unmöglich machen, aufzulösen. Es zeigte sich nun, daß jedes Leuchtorgan von einem Querstamm versorgt wird, der als einheitlicher Kanal von dem Stigma der rechten Seite nach dem der linken Seite zieht, dorsal dem Leuchtorgan aufliegend (Textfig. 5). Dies ist um so bemerkenswerter, als bei *Pyrophorus noctiluca* am Bauchleuchtorgan links und rechts je ein Ast auftritt, die voneinander unabhängig



Textfig. 5.

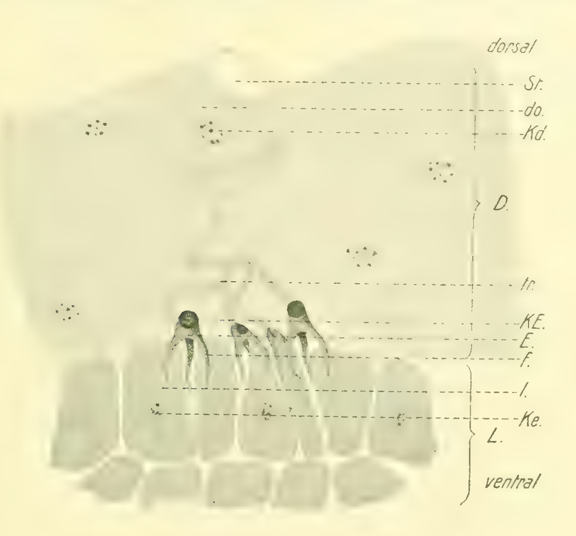
Leuchtorgane von *Luciola africana*, ♂. Tracheen innerhalb der Dorsalschicht nach Behandlung mit 2%iger Kalilauge. Vergr. etwa 50fach. Totalpräparat. *a*, ampullenförmige Anschwellung der Quertrachee; *lg*, Längsstämme; *q*, Segmentquertrachee.

sich ohne irgendwelche Kommunikation symmetrisch aufteilen (vgl. hierzu Textfig. 16, S. 268). Kurz hinter dem Stigma verengt sich der Querstamm etwas, um dann plötzlich ampullenartig anzuschwellen (Textfig. 5 *a*). Von dieser Erweiterung aus nehmen die Längsstämme, die proximal- und distalwärts verlaufen, ihren Ursprung (Textfig. 5 *lg*). Hierbei fällt ganz besonders auf, daß die Querstämme, welche die Leuchtorgane versorgen, einen größeren Durchmesser haben als die Längsstämme, ein Verhalten, welches sich in andren Segmenten gerade umgekehrt zeigt. Nach der ampullenartigen Erweiterung behält

der Querstamm annähernd den gleichen Durchmesser bei, um auf der andren Seite des Segmentes entsprechend anzuschwellen. Es sei hierbei noch bemerkt, daß bei den Männchen von *Luciola africana* und *Photinus marginellatus* die Tracheenquerstämme nicht genau in der Mitte des Segmentes verlaufen, sondern der des 5. Segmentes (1. Leuchtorgan) etwas distal, der des 6. Segmentes (2. Leuchtorgan) etwas proximalwärts verschoben ist. Als notwendige Folgerung ergibt sich daraus, daß auch die ihnen entspringenden Seitenäste ungleich ausgebildet sind. Im 5. Segment sind die proximalen Seitenäste zahlreicher und länger, im 6. die distalen. Beiderseits sind die Seitenäste annähernd symmetrisch entwickelt. Die Tracheenstämme der Weibchen von *Photinus marginellatus* und *Luciola africana* sind entsprechend der geringeren Ausbildung der Leuchtorgane spärlicher entwickelt. Die geringen Abweichungen in der Tracheenversorgung zwischen *Luciola africana* und *Photinus marginellatus* sind bedeutungslos und erübrigen ein näheres Eingehen.

Innerhalb der Dorsalschicht gehen die Tracheenäste schräg nach abwärts und es findet hierbei eine überaus reichliche Ramifikation statt, so daß man auf der Grenze zwischen Leuchtzellenschicht und Dorsalschicht auf ein reich verzweigtes Netz kleiner Tracheen trifft. Von diesen aus gehen nun in gesetzmäßigem Abstand feine Tracheenästchen nach unten und bedingen durch ihre regelmäßige Anordnung das charakteristische Aussehen der Leuchtzellenschicht. In Fig. 5 fehlen diese senkrecht nach unten verlaufenden Tracheen, da sie innerhalb der Leuchtzellenschicht trotz Anwendung stärkerer Konzentrationen von Kalilauge unsichtbar bleiben. Die Regelmäßigkeit des Tracheenverlaufes innerhalb der Leuchtzellenschicht dokumentiert sich sowohl auf Horizontal- wie auf Querschnitten. Auf ersteren (Taf. VII, Fig. 1; Taf. VIII, Fig. 5 T) erscheinen die Tracheen als kreisrunde Löcher, die ungefähr in gleichen Abständen voneinander liegen, und jedesmal das Zentrum einer der oben beschriebenen Rosetten bilden. Auf Querschnitten treten sie als streng einander parallel verlaufende, senkrechte Stränge in Erscheinung (Textfig. 11, S. 261; Taf. VIII. Fig. 4 u. 6 T). Da sie stets von der Dorsalseite an die Ventralschicht senkrecht durchlaufen, bezeichne ich sie als Dorsoventraltracheen. Auf ihrem Verlauf senkrecht nach unten geben die Tracheen zahlreiche Ästchen von 2—3 μ Durchmesser ab, welche bestimmt sind, die Tracheenendzellen mit Luft zu versorgen. Sie treten in größeren oder geringeren Abständen, einzeln oder mehrere gleichzeitig und dann meist in einer Ebene liegend aus dem Tracheenstamm aus. Dieser

nimmt dadurch immer mehr an Durchmesser ab und endigt schließlich kurz vor der Hypodermis in zwei bis drei kleinen 2—3 μ dicken Tracheen, die ihrerseits ebenfalls bestimmt sind, eine Tracheenendzelle zu versorgen. Diese feinen Seitenästchen sind meistens sehr kurz, oftmals hakenförmig gekrümmt (Taf. VII, Fig. 1. Textfig. 11 u. 13 *tr*). Ausnahmsweise können die Tracheenendzellen auch von Tracheen versorgt werden, die gar nicht einer Dorsoventraltrachee entstammen, sondern von einer großen Trachee der Dorsalschicht selbständig ausgehen. Meist handelt es sich dann um Tracheenendzellen, die am dor-



Textfig. 6.

Tracheenendzellen, die ausnahmsweise von einer Trachee der Dorsalschicht versorgt werden. Querschnitt durch das Leuchtorgan von *Photinus marginellatus*. Vergr. = 450fach. Osmium Hämatoxylin-HEIDENHAIN. *D*, Dorsalschicht; *L*, Leuchtzellenschicht; *do*, Dorsalzellen; *E*, Endzelle; *f*, Fortsätze derselben; *Kd*, Kerne der Dorsalzellen; *KE*, Kerne der Endzelle; *Ke*, Kerne der Leuchtzellen; *l*, Leuchtzellen: *St*, Stammtrachee; *tr*, zuführende Trachee.

salen Rande der Ventralschicht gelegen sind (Textfig. 6). Auf ihrem Verlauf sind sowohl die größeren als auch die kleineren Tracheenstämme von Kernen des Tracheenepithels (Matrixkernen) begleitet, die durch ihre halbmondförmige Gestalt sich charakteristisch von den Kernen der Leuchtzellen und denen der Endzellen unterscheiden.

Die Einmündung der Tracheen in die Endzelle vollzieht sich auf ganz eigentümliche Weise und es scheinen hierbei Verhältnisse ganz ähnlicher Art vorzuliegen, wie sie LUND bei andren amerikanischen Lampyriden beobachten konnte. Die Trachee dringt in das Plasma der Endzelle etwa bis in die Mitte vor und verjüngt sich dann plötzlich

zu einer feinen Kapillare von 0,1 μ Durchmesser. Diese endet ohne irgendwelche besondere Bildung etwa im 2. Drittel der Endzelle. Diese Kapillare und das letzte Stück der zuführenden Trachee ist stets von Osmium gänzlich geschwärzt. Ich möchte besonders hervorheben, daß sich diese Schwärzung lediglich auf die Trachee und ihre Kapillare beschränkt und sich auf das schärfste vom Plasma der Endzelle abhebt (Taf. VII, Fig. 1, 2 *a* u. *b*, *ka*). Die Endzelle ist als solche nur an Osmiumpräparaten zu erkennen, an anders konserviertem Material deutet nur das Auftreten der charakteristischen Kerne auf ihr Vorhandensein hin. Infolgedessen konnte ich an den afrikanischen Lampyriden, die mit Formol-Alkohol-Eisessig konserviert waren, keine Spur von Endzellen entdecken, wohl aber ließen Lage und Anordnung der Kerne, die regelmäßige Verteilung der Tracheen und der kleinen, plötzlich endenden Tracheen auf ihr Vorhandensein schließen, und zwar müssen die Verhältnisse hier denen der amerikanischen Lampyriden ganz ähnlich sein.

Die Endzelle (Taf. VII, Fig. 1 *E* u. Fig. 2 *a* u. *b*) ist ihrer Gestalt nach am besten mit einem handschuhförmigen Gebilde zu vergleichen. Der proximale Abschnitt, in den die zuführende Trachee einmündet und zu liegen kommt, ist flach zylinderförmig und faßt den großen Kern in sich (Taf. VII, Fig. 1 u. 2 *kE*), das distale Ende ist in vier mehr oder minder gekrümmte, drehrunde Fortsätze ausgezogen (Taf. VII, Fig. 1 u. 2 *f*); Zelleib wie Fortsätze bestehen aus einem feinen hyalinen Plasma, das durch die Einwirkung der Osmiumsäure gebräunt wird. Spiralverdickungen, wie sie den Tracheen zukommen, sind weder in dem Zelleib noch in den Fortsätzen wahrzunehmen, während sie in der zuführenden Trachee bis zur Kapillarverdünnung deutlich sichtbar bleiben. Nach M. SCHULTZES, WIELOWIESKYS und BONGARDTS Untersuchungen an einheimischen Lampyriden kann man die Tracheenendzellen der tropischen Lampyriden denen der einheimischen nicht ohne weiteres als homolog betrachten. BONGARDT, auf dessen Ausführungen ich mich hier stütze, da ich sie, wie schon erwähnt, in vollem Maße bestätigen kann, unterscheidet zwischen Fortsätzen der Endzelle und Tracheenkapillaren. Nach ihm ist die Endzelle in mehrere Fortsätze ausgezogen, in die je eine Kapillare eingebettet ist. Diese ist kürzer als der Fortsatz und ist als direkte Verlängerung der zuführenden Trachee anzusehen. Daß dieses Verhalten bei den tropischen Lampyriden nicht statthat, geht aus den Abbildungen (Taf. VII, Fig. 1 u. 2) deutlich hervor. Die Kapillare endet, wie schon gesagt, stets blind in der Mitte der Endzelle, und irgendwelche Verbindungen

mit den Fortsätzen sind nicht erkennbar. Es stehen also bei dem untersuchten Material die Fortsätze der Endzelle nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der zuführenden Trachee. Aus einem Vergleich der Abbildungen Bongardts Tafel I und II mit Tafel VII (Fig. 1 u. 2 *a* u. *b*) dieser Arbeit ergibt sich ein weiterer Unterschied. Die Endzellen der einheimischen Lampyriden sind rein flächenhafte, allseitig gleichmäßig ausgestaltete Gebilde, während die Endzellen der tropischen Lampyriden eine Scheidung in einen proximalen und distalen Abschnitt und eine räumliche Orientierung der Fortsätze erkennen lassen, wodurch hauptsächlich die handschuhförmige Gestalt bedingt wird. Die Fortsätze sind annähernd doppelt so lang als die Zelle, im Mittel 16 μ, im Verhältnis zu den einheimischen Lampyriden also bedeutend kürzer. Die Richtung und die Gestalt der Fortsätze wechselt je nach der spezifischen Anordnung der Leuchtzellen und der vorhandenen Interzellularen. Bald verlaufen die Fortsätze eng nebeneinander und mehr oder minder gestreckt, bald umgreifen sie fingerförmig die Leuchtzellen und sitzen ihnen gewissermaßen auf. Die Endzelle erscheint dann weit gespreizt und ihre Fortsätze sind stark hakenförmig gekrümmt. Auf ihrem Verlauf nehmen sie gleichmäßig an Dicke ab und erscheinen auf Schnitten stets hohl (Textfig. 7, S. 255; Taf. VII, Fig. 1). Gebilde, wie sie Bongardt auf Tafel VIII, Fig. 1 abbildet und die er mit »feinste Fortsätze der Tracheenendzelle« bezeichnet, konnten nicht nachgewiesen werden. An der Stelle, wo sich die Endzelle in die Fortsätze teilt, tritt stets eine auffällige Schwärzung auf, die gegen den proximalen Teil der Endzelle scharf abgegrenzt ist und die Form eines Dreiecks zeigt, während sie distal allmählich in den Fortsätzen verstreicht (Taf. VII, Fig. 1 u. 2 *x*). Diese Gebilde hält man zunächst für einen Kern oder eine kernartige Bildung, überzeugt sich aber bald, daß sie auf die Einwirkung der Osmiumsäure zurückzuführen sind und je nach deren Konzentration mehr oder minder deutlich hervortreten. Vielleicht markieren diese Gebilde die Stellen der intensivsten Sauerstoffzufuhr. Der Kern der Tracheenendzelle liegt am proximalen Ende der Zelle, entweder so, daß er die Einmündungsstelle der zuführenden Trachee verdeckt oder seitlich nach oben und unten verschoben (Taf. VII, Fig. 1 u. 2 a u. b *ke*). Von den Kernen der Leuchtzellen und denen des Tracheenepithels unterscheidet er sich durch seine erhebliche Größe und durch seine kreisrunde, an der einen Seite oft etwas eingedrückte Gestalt (Taf. VII, Fig. 1). Auf allen Osmiumpräparaten färbt er sich stets so intensiv, daß Chromatinstrukturen nicht sichtbar werden, was ihn aber um so deutlicher hervortreten läßt.

Es wurde schon bei der Besprechung der Leuchtzellen hervorgehoben, daß sie in ihrer Anordnung einer strengen Gesetzmäßigkeit unterworfen sind. Dieser Regelmäßigkeit folgen auch die Tracheenendzellen und gruppieren sich konzentrisch um die Dorsoventraltracheen. Sie fassen entweder die Leuchtzellen zwischen sich oder liegen ihnen auf, zum Teil greifen sie auch auf die benachbarten Leuchtzellen über. Da nun die Endzellen in großer Zahl vorhanden sind, wird jede Endzelle von mehreren Fortsätzen, die meist verschiedenen Endzellen entstammen, förmlich umsponnen und so auf das reichlichste mit Luft versorgt. Es kommen daher Bilder zu stande, wie sie aus Taf. VII, Fig. 1, Taf. VIII, Fig. 4, 5, 6, Textfig. 11, S. 261 hervorgehen. Zugleich legen die Photographien den Beweis ab, in wie großer Anzahl die Trachenendzellen hier vorhanden sind. Man kann ihre Gesamtzahl annähernd berechnen, wenn man folgendes in Betracht zieht: Auf einem Horizontalschnitt sind etwa sieben bis neun Endzellen um einen Tracheenquerschnitt angeordnet, ein Querschnitt durch das Leuchtorgan trifft etwa 45—48 Dorsoventraltracheen im Längsschnitt, die jederseits auf ihren Verlauf nach der Ventralseite neun bis zehn Tracheenendzellen versorgen. Nun entfallen auf das ganze Leuchtorgan bei einer Schnittdicke von $5^1/_2\,\mu$ rund 50 Querschnitte und so ergibt es sich, daß in einer Leuchtplatte des Männchens von *Photinus* etwa 14 000 Endzellen vorhanden sind. Für ein Organ, welches nur 2 mm lang, 4 mm breit und 0,5 mm dick ist, wahrlich eine erstaunlich große Zahl und zugleich ein Beweis, wie notwendig eine besonders intensive Zufuhr von Sauerstoff für den Leuchtprozeß ist.

Die Zahl der Endzellenfortsätze ist bei den einzelnen Lampyrisarten erheblichen Schwankungen unterworfen. Wielowieski und Bongardt finden bei *Lampyris splendidula* sechs bis sieben, Emery bei *Luciola italica* zwei, Townsend bei *Photinus marginellus* zwei und Lund bei *Photinus maritimus* zwei bis drei. An vorliegenden Präparaten konnte nachgewiesen werden, daß es sich regelmäßig um vier Fortsätze handelt (Taf. VII, Fig. 1 u. 2, Textfig. 11, S. 261). Diese liegen allerdings, wie schon gesagt, nicht in einer Ebene, man kann sich aber durch focussieren von ihrem Vorhandensein überzeugen.

Über den Verlauf der Endzellenfortsätze gehen die Ansichten weit auseinander. So verlaufen nach Kölliker, Schultze, Emery, Wielowieski und Bongardt die Fortsätze intercellular, während Lund und Townsend sich für ein Eindringen der Fortsätze in das Plasma der Leuchtzellen aussprechen. Lund schreibt: »The fact, that the capillaries do penetrate into the cytoplasma is clearly shown

by the fact, that cross sections of the tracheoles appear close to the nuclei of the large photogenic cells in the same focal plane.« Ich möchte mich entschieden auf den Standpunkt der Forscher stellen, die sich für einen intercellularen Verlauf der Fortsätze aussprechen, da mir dieses Verhalten auf zahlreichen Längs- und Querschnitten aufs deutlichste bestätigt wurde. Und zwar brachten die Schnitte den Beweis, daß die Fortsätze den Leuchtzellen zwar außerordentlich eng anliegen, so daß oftmals das Plasma sogar etwas eingebuchtet erschien, nie aber konnten Fortsätze im Innern der Leuchtzellen wahrgenommen werden (Textfig. 7).



Textfig. 7.
Horizontalschnitt durch die Leuchtzellenschicht von *Photinus marginellatus*. ♂. Verlauf der Endzellenfortsätze. Vergr. = 670fach. Osmium Hämatoxylin-HEIDENHAIN. *f*, Fortsätze der Endzellen; *ke*, Kerne der Leuchtzellen. *l*, Leuchtzellen.

Die Frage, ob die Fortsätze der Tracheenendzellen anastomosieren, ist schon oft diskutiert worden. KÖLLIKER, SCHULTZE und EMERY verneinen dies, BONGARDT, WIELOWIELSKI, TOWNSEND und LUND finden reichliche Anastomosen unter den Fortsätzen. Es wurde schon hervorgehoben, daß zwischen dem Material LUNDS und TOWNSENDS mit dem meinigen in gewissen Punkten ziemlich große Übereinstimmung besteht. Diese, sowie die Abbildung, die TOWNSEND von den Anastomosen in Am. Nature Vol. XXXIII S. 115, Fig. 6 gibt, veranlassen mich, ihre Befunde über die Anastomosen der Tracheenendzellenfortsätze stark zu bezweifeln. Und zwar aus folgenden Gründen: Auf der Abbildung von TOWNSEND, die ich in Textfig. 8 wiedergegeben habe, kann man zwar die Zellgrenzen und die Rosettenform der Leuchtzellen sehr deutlich erkennen, nicht aber die Endzellen, denn was TOWNSEND für Kapillaren hält und von denen sie sagt: »the tracheolar network may be clearly seen«, sind die Zellgrenzen der Leuchtzellen (Textfig. 8). Nun stützt sich aber LUND bei seinem Beweise, daß Anastomosen vorliegen, auf die Abbildung von TOWNSEND: »I have found structures like that, figured by TOWNSEND

in Fig. 6, the radiating structures arising from the tracheal end cells are undoubtless tracheoles.« Man braucht nun nur die Figuren (Taf. VII, Fig. 1 u. 2, Textfig. 11, S. 261) mit der von Townsend zu vergleichen und wird mir eine gewisse Berechtigung nicht versagen können, wenn ich die Behauptung Lunds und Townsends über die Anastomosen in Zweifel ziehe. In Wirklichkeit liegen in meinen Präparaten die Verhältnisse zwischen Endzellen und Leuchtzellen ganz anders. Zunächst sei hervorgehoben, daß auch bei schwachen Konzentrationen von Osmiumsäure die Tracheenendzellen und ihre Fortsätze sichtbar werden und zugleich erkennen lassen, daß die Fortsätze allmählich an Dicke abnehmen, nie aber gleichen Durchmesser beibehalten, was auch aus Lunds Abbildung einer isolierten Endzelle hervorgeht. Weiterhin sind die Kapillaren nie so lang, als daß sie von Dorsoventraltrachee zu Dorsoventraltrachee gehen können, wie es auf der Abbildung von Townsend zum Ausdruck kommt. Schließlich sei noch erwähnt, daß die Fortsätze stets mehr oder minder gekrümmt sind, nie aber einen so geraden Verlauf nehmen. Bei der reichlichen Versorgung des Leuchtorgans mit Tracheenendzellen wird auch eine Anastomosenbildung der Endzellenfortsätze durchaus nicht nötig sein und Lunds physiologische Begründung derselben: »It is readly seen, that anostomoses of the tracheoles render the mechanism of respiration much more efficient due to the possibility of flow of the air through the tracheoles caused by unequal pressure on different parts«, scheint mir wenig einleuchtend.



Textfig. 8.

Abbildung von Townsend Fig. 6. »Anastomosy of tracheoles.« Flemming's fluid, Safranin × 150. (Aus: Am. Nature, Bd. XXXVIII, 1904.)

Es soll die Darstellung über das Tracheensystem nicht abgeschlossen werden, ohne vorher der Tracheenversorgung der Dorsalschicht zu gedenken. Es ist von nicht geringem Interesse, daß in der Dorsalschicht Tracheenendzellen auftreten, die in ihrer Ausbildung den Endzellen der einheimischen Lampyriden annähernd homolog sind. Denn obgleich Lund behauptet: »I have never found tracheal endcells with the exception of one or two doubtful cases in the dorsal layer«, finden sich in der Dorsalschicht, wenn auch in weit geringerer Zahl, Tracheenendzellen vor. Ihre Luftzufuhr geschieht von einer großen

Trachee aus, die dem dorsalen Rande des Leuchtorgans aufliegt. Diese entsendet einen starken Ast zwischen die Zellen der Dorsalschicht, der sich in mehrere meist vier bis fünf entsprechend kleinere Äste teilt. Jede dieser Tracheen, die sich auch nochmals verzweigen können, endet in einer Tracheenendzelle (Textfig. 9). Mitunter kommt es vor, daß die Trachee vor der Teilung in kleine Ästchen ampullenförmig angeschwollen ist. Sie verliert hierbei ihre regelmäßige Spiralverdickung und ist nur durch narbenförmige und höckerförmige Chitineinlagerungen versteift (Textfig. 9 *a*). Die Ampulle endet blind und die kleinen Tracheen entspringen an ihr seitlich etwa unter einem Winkel von 90°. Der letzte Teil der kleinen Tracheen, die an ihrem Ende die Endzellen tragen, ist meist mit Osmium geschwärzt und mündet, eine kurze Schleife bildend, mitten in der Endzelle (Textfig. 14 *E'*). Diese hat eine rundliche Gestalt und meist nur zwei, selten drei Ausläufer. Der Kern liegt unmittelbar an oder ganz in der Nähe der Einmündungsstelle der Trachee und ist meist schwierig wahrnehmbar, da das Plasma im Innern der Zelle total geschwärzt ist und nur an den seitlichen Rändern etwas heller erscheint (Textfig. 9 *kE'*). Der Zelleib ist größer als der der Endzelle in der Ventralschicht, vor allem aber fehlt bei ersteren die ausgesprochene polare Differenzierung in einen proximalen und einen distalen Abschnitt und die räumliche Anordnung der Fortsätze. Diese sind etwas länger als die der ventralen Endzellen, sind aber wie diese unverzweigt ohne Spiralverdickung und verlaufen intercellular (Textfig. 9 *f'*). Vergleicht man die Abbildung Emerys von *Luciola italica*, so hat man den Eindruck, daß schon bei den italienischen Lampyriden eine Regelmäßigkeit obwaltet, die der der tropischen Lampyriden sehr nahe kommt. Da aber Emery die einzelnen Elemente ganz anders deutet, möchte ich auf seine Darlegungen nochmals zurückkommen. Nach ihm sind die senkrecht nach unten laufenden Tracheenstämme (Dorsoventraltracheen) von hellen, rundlichen oder ovalen Feldern umgeben, welche aus einem durchsichtigen Gewebe bestehen, in das die Trachee samt ihren kleinen Seitenästchen eingebettet ist. Dieses Gebilde als Ganzes bezeichnet Emery mit Acini digitiformi, ein Ausdruck, den Targioni-Tozzetti das erstemal gebraucht. Nach Emery bestehen die Acini digitiformi aus zahlreichen Zellkernen, ohne daß sich Zellgrenzen nachweisen lassen, und er faßt sie daher als Syncytien auf. Die kleinen Tracheen sollen nun, bevor sie aus den Zylindern austreten, sich in zwei feine, ungestreifte Ästchen gabeln, die dann außerhalb des Zylinders ins Freie hervorragen. Nach einem Vergleich mit den anderen Lam-

Textfig. 9.

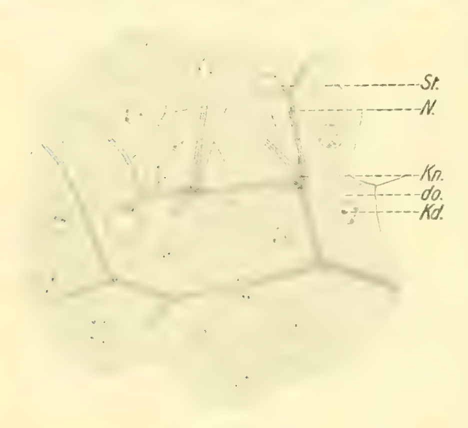
Horizontalschnitt durch die Dorsalschicht von *Photinus marginellatus*. Tracheenendzellen der Dorsalschicht. Vergr. = 840fach. Osmium-Hämalaun. *a*, ampullenförmige Anschwellung der zuführenden Trachee; *do*, Dorsalzellen; *kd*, Kern der Dorsalzellen; *St*, Stammtrachee; *f'*, Fortsätze der Endzelle; ***E'***, Tracheenendzelle; ***tr***, zuführende Trachee; ***KE'***, Kerne der Dorsalendzellen.

pyriden kommt Emery zu der Auffassung: »daß die hellen Zellenelemente der zylindrischen Läppchen, welche die senkrechten Tracheenstämmchen und ihre Zweige umgeben, den M. Schultzeschen Tracheenendzellen gleichzustellen sind.« Daß Emery aber sicherlich Tracheenendzellen in unserem Sinne gesehen hat, scheint mir aus der folgenden Beschreibung und seinen Abbildungen hervorzugehen: »Noch innerhalb der Oberfläche der Zylinder sieht man eine kleine braune, unregelmäßige dreieckige Masse, in welcher das distale Ende der gestreiften Trachee sowie die Basis der beiden glatten Endzweige oder Kapillaren wie eingebettet erscheinen.« Er bezweifelt den zelligen Charakter dieser Bildungen, denn er schreibt: »Ich muß die Klümpchen für ein Artefakt erklären, eine besondere Zelle ist es nicht, denn es läßt sich in ihm oder an seiner Stelle kein Kern nachweisen. Es entspricht also morphologisch nicht einer M. Schultzeschen Tracheenendzelle.« Es wollte mir nicht gelingen, weder auf Schnitten noch auf Mazerationspräparaten von den tropischen Lampyriden und auch von *Luciola italica*, von der allerdings kein Osmiummaterial vorlag, Gebilde zu sehen oder zu isolieren, die den Acini digitiformi entsprachen. Gegen das Vorhandensein derselben scheint mir auch die verschiedene Ausbildung der kleinen zu den Endzellen führenden Tracheen zu sprechen. Denn diese sind lang oder ganz kurz, je nachdem die Endzelle unmittelbar an der großen Dorsoventraltrachee liegt oder nicht. Die Endzellen sind überhaupt oft so unregelmäßig verteilt, daß es schwer hält sich vorzustellen, daß sie auf einer gemeinsamen Zylinderoberfläche gelegen sein sollen. Ferner widerspricht die Tatsache, daß Tracheen selbständig von großen Tracheenstämmen der Dorsalschicht versorgt werden, die keinerlei Beziehungen zu den Dorsoventraltracheen aufweisen und das Auftreten von Endzellen am dorsalen und ventralen Rande der Leuchtzellenschicht zwischen den einzelnen Dorsoventraltracheen dem Vorhandensein solcher Gebilde.

Von welchen Elementen die Endzellen entwicklungsgeschichtlich abzuleiten sind, ob es Zellen sui generis sind oder spezifische Umbildungen schon vorhandener Zellen, ist noch nicht aufgeklärt. Lund will sie von Zellen des Tracheenepithels ableiten: »It is a greatly enlarged terminal tracheal epithelial cell, which has come to surround the tracheal furcation by virtue of its origin and position on the tracheal branch.« Doch diese Frage kann erst endgültig durch das Studium der Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane geklärt werden.

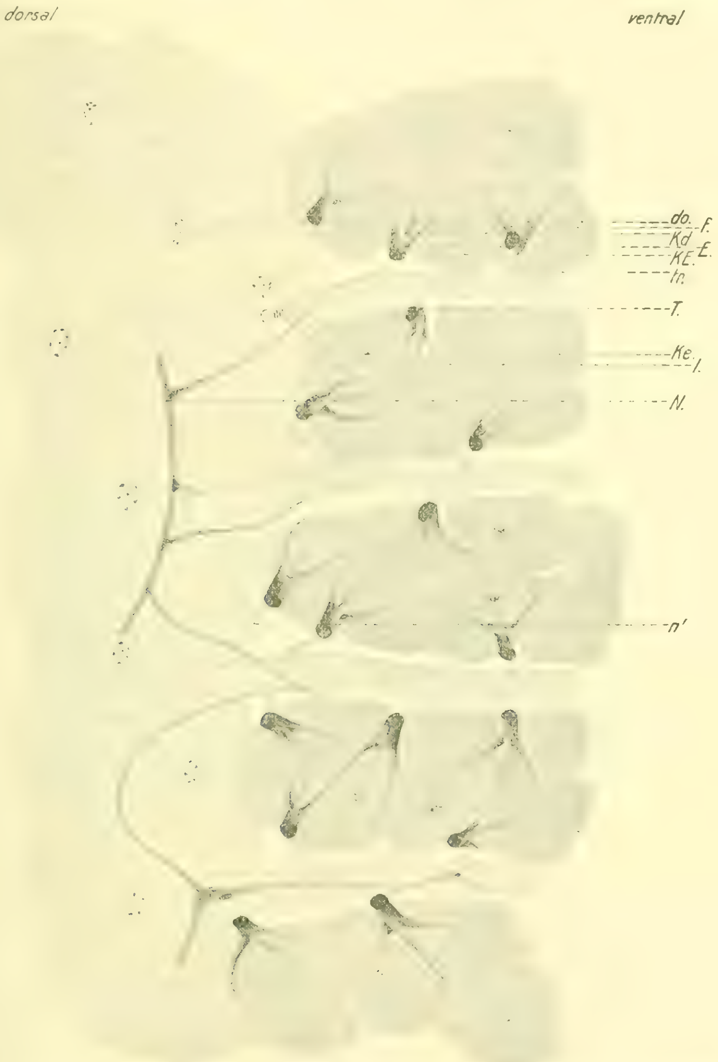
5. Die Innervation des Leuchtorganes.

Die Nerven der Leuchtorgane der tropischen Lampyriden entstammen wie die der einheimischen Lampyrisarten den Ganglien des Segmentes, in denen die Leuchtorgane gelegen sind. Es besitzen also die Männchen von *Luciola africana* und *Photinus marginellatus* im 5. und 6. Abdominalsegment, das Weibchen von *Luciola africana* im drittletzten und das Weibchen von *Photinus marginellatus* im 5. und 6. Abdominalsegment besondere Leuchtnerven. Diese entspringen als zwei symmetrische Äste aus den Ganglien, teilen sich dann jederseits vor dem Eindringen in die Leuchtplatte in drei oder vier Äste. Innerhalb der Dorsalschicht findet wie bei den Tracheen, eine reiche Verzweigung statt und auf Horizontalschnitten tritt diese Ramifikation mitunter recht anschaulich zutage (Textfig. 10, Taf. VIII, Fig. 7 *N*). Wie bei den einheimischen Lampyriden, so schließt sich auch bei den tropischen Formen der Verlauf der Nerven eng an die Tracheenstämme an, während aber dort die Innervierung unregelmäßig erfolgt, entsprechend der unsymmetrischen Verteilung der Elemente innerhalb der Ventralschicht, spricht sich bei den tropischen Lampyriden eine Regelmäßigkeit aus, die der der Tracheenverteilung konform ist. Die oben erwähnte innerhalb der Dorsalschicht stattfindende Verzweigung ermöglicht es, tatsächlich jede Dorsoventraltrachee mit einem eigenen Nervenast auszustatten, der der Trachee senkrecht nach unten folgt. Meistens sogar teilt sich der Nervenast beim Eintritt in die Leuchtzellenschicht in zwei Äste, die links und rechts neben der Dorsoventraltrachee herablaufen. Es kommen dann Bilder zu stande, wie auf Textfig. 11. Der große Nervenstamm verläuft innerhalb der Dorsalschicht dicht über den Leuchtzellen hin und sendet an jede Trachee einen oder zwei Nervenäste, die die Dorsoventraltracheen begleiten (Textfig. 11). Sie entsenden, wie die



Textfig. 10.
Verzweigung der Nervenstämme innerhalb der Dorsalschicht von *Photinus marginellatus*. Vergr. 450fach. *do*, *Kd*, *St* wie in Textfig. 6. *N*, Nervenstämme; *Kn*, Kerne in den Nerven.

Tracheen, auf ihrem Verlauf senkrecht nach unten feine Ästchen und spalten sich schließlich kurz vor der Hypodermis in zwei bis drei feine

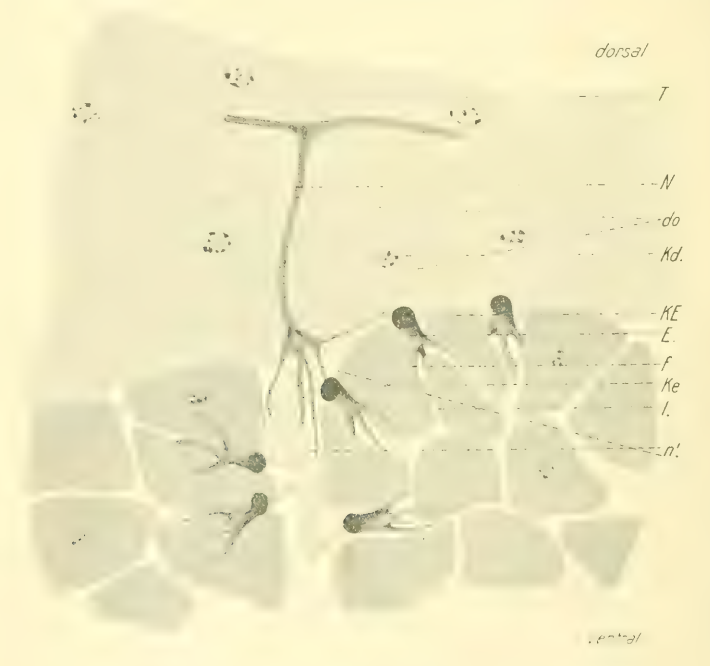


Textfig. 11.

Querschnitt durch das Leuchtorgan von *Photinus marginellatus*. Anordnung der Tracheen und Innervation der Endzellen. Vergr. = 670fach. *do, E, f, Kd, KE, Ke, l, N, tr* wie in Textfig. 6 und 10. *n'*, Nerven der Endzelle; *T*, Dorsoventraltrachee.

Äste auf. An den Verzweigungsstellen und dort, wo die Nervenäste sich gabeln, liegen gewöhnlich ein oder mehrere kleine birnenförmig-gestaltete Kerne (Textfig 10 u. 11 *kn*).

Die Frage, welche Elemente des Leuchtorgans eigentlich innerviert werden, ist fast von jedem Autor anders beantwortet worden. M. SCHULTZE läßt die Frage offen, ob die Nerven mit den Leuchtzellen oder mit den Tracheenendzellen in Zusammenhang stehen, nach WIELOWIESKY treten Nervenästchen an je eine Leuchtzelle heran, nach OWSJANNIKOW lassen sie sich sogar bis zum Zellkern verfolgen. BONGARDT ist der erste, der nachweist, daß die Nerven an die Tracheenendzellen herantreten. LUND und TOWNSEND lassen die Frage



Textfig. 12.

Querschnitt durch das Leuchtorgan von *Photinus marginellatus*. Innervation und Anordnung der Endzellen. Vergr. = 670fach. Bezeichnungen wie auf Textfig. 6 und 10.

überhaupt unbeantwortet. An dem vorliegenden gut konservierten Material war es mir möglich, eine Innervation der Endzelle exakt festzustellen. Am einwandfreiesten konnte es dort nachgewiesen werden, wo die Endzelle an den dorsalen Rand der Leuchtzellenschicht zu liegen kam und der feine Nerv sich deutlich von der helleren Dorsalschicht abhob, ebenso an Endzellen, die innerhalb der Dorsoventraltrachee so verteilt waren, daß sie zwischen Dorsoventraltrachee und Leuchtzelle lagen (Textfig. 12),

Einen indirekten Beweis einer Innervierung der Endzellen lie-

ferten mir Bilder wie Textfig. 13. An den äußeren Rändern des Leuchtorganes kommt es mitunter vor, daß aus irgendeinem Grunde die Tracheenendzellen unregelmäßig verteilt sind. Es zeigte sich dann, daß die Nerven ihnen folgten und eine entsprechende anormale Teilung eingingen (Textfig. 13).

An jedem stärkeren Nervenast kann man eine zentrale und eine periphere Schicht deutlich unterscheiden. Erstere ist dunkler gefärbt und wird von Fibrillenzügen gebildet, die mehr oder minder deutlich hervortreten, die Außenschicht ist hell und strukturlos. Die Nerven,



Textfig. 13.

Querschnitt durch das Leuchtorgan von *Photinus marginellatus*. Anormale Anordnung und Innervation der Endzellen. Vergr. = 890fach. Bezeichnungen wie auf Textfig. 6 und 10.

die die Endzelle versorgen, treten als feine Ästchen aus dem Zentralzylinder heraus, an ihrer Basis wölbt sich die hyaline periphere Schicht hügelartig empor, doch ist eine Scheidung in die beiden Schichten an dem Nerv nicht weiter wahrnehmbar. Er läuft gewöhnlich direkt auf die Endzelle zu, geht über die zuführende Trachee hinweg und läßt sich bis zum Kern verfolgen. Wie allerdings in letzter Linie die Innervierung erfolgt, ob der Nerv weiter in der Endzelle vordringt, oder am Kern endigt, läßt sich kaum entscheiden, da der dunkle Kern und die gebräunte Endzelle feinere histologische Strukturen verdecken (Text-

fig. 11, 12, 13 n'). Auf welche Weise ferner sich nun der nervöse Einfluß geltend macht, ist schwer zu sagen. Da jegliche kontraktilen Elemente an und in der Nähe der Endzelle und der zuführenden Trachee vollkommen fehlen, so ist ein Einfluß auf rein mechanischem Wege etwa durch Absperren der Luft von vornherein ausgeschlossen. Da sich andrerseits die Innervation auf die Endzelle beschränkt und nicht an den Leuchtzellen erfolgt, so kann man wohl annehmen, daß das Erscheinen und Verlöschen des Lichtes in erster Linie von der Endzelle abhängt. Vielleicht bewirkt der nervöse Einfluß auf die Endzelle eine regere Sauerstoffzufuhr zu derselben und eine schnellere Diffusion an die Leuchtzelle. Doch das sind Probleme, die sich an der Hand von totem Material nicht entscheiden lassen und über deren Natur ich genaueres auszusagen nicht im stande bin.

Die anatomische Schilderung der Leuchtorgane möge ihren Abschluß finden mit der Besprechung der neuesten Literatur über die Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane. Schon KÖLLIKER betonte, daß die Leuchtorgane sich im Laufe der Embryonalentwicklung aus dem Fettkörper bilden. Neuerdings ist R. VOGEL der Frage nähergetreten und kommt zu denselben Resultaten wie KÖLLIKER. VOGEL beobachtete die Entstehung der Leuchtorgane des 6. und 7. Abdominalsegmentes, welche sich erst im Larvenleben anlegen, direkt aus dem Fettkörper. Für die Entstehung der andren Leuchtorgane führt VOGEL die Analogie zwischen Leuchtorgan und Fettkörper an, die aber meiner Ansicht nach gar nicht so groß ist, vgl. Taf. VII, Fig. 3. Bei der Entstehung des 6. und 7. Leuchtorgans sollen eine Reihe von Umwandlungen vor sich gehen, die allerdings recht eigentümlicher Art sind. Die bindegewebigen Hüllen des Fettkörpers der Larve werden zerstört, vielleicht durch Leukocyten. Darauf erleiden die der Hypodermis benachbarten Fettkörperballen, die zur Bildung der Leuchtorgane bestimmt sind, zahlreiche mitotische Zellteilungen. Hierbei sollen aus den alten, unregelmäßigen zackigen Fettzellkernen neue chromatinreiche Zellkerne entstehen und der Kern sich bei diesem Prozeß verjüngen. Daß Zellteilungen vor sich gehen, dürfte wohl als sicher anzunehmen sein, den Beweis dafür bringt schon R. DUBOIS in seinen »Elatérides lumineux«; die Regeneration der Kerne ist allerdings histologisch und physiologisch recht schwer verständlich. Die Granula in den Leuchtzellen, über deren Beziehung zum Leuchten an anderer Stelle eingegangen werden soll, verdanken nach R. VOGEL ihre Entstehung folgendem Vorgang: das embryonale Dottermaterial wird unter Einwirkung von Enzymen zertrümmert.

Die Bruchstücke werden immer kleiner und es bleiben schließlich noch ganz kleine Granula übrig, die den Leuchtstoff repräsentieren. Im Ei, dessen Leuchtkraft ja neuerdings feststeht, soll der Dotter schon ähnliche Umwandlungen erfahren, und so ein Leuchten im Ei hervorrufen. Auch diese Erscheinung bedarf noch näherer Erklärung.

Es stehen also über die Anatomie der Leuchtorgane noch eine Reihe Fragen offen, deren endgültige Beantwortung der Erforschung der Entwicklungsgeschichte vorbehalten ist. An der außerordentlichen Empfindlichkeit der Eier und der Larven der Lampyriden, an der Schwierigkeit, einen bestimmten Temperatur- und Feuchtigkeitsgrad fest einzuhalten und so die Existenzbedingungen den natürlichen möglichst gleich zu gestalten, sind die meisten Kulturen wie auch meine gescheitert, und es ist bisher noch nicht gelungen, eine ununterbrochene Reihe von Entwicklungsstadien zu erhalten.

Die Leuchtorgane von Pyrophorus noctiluca.

1. Literaturübersicht.

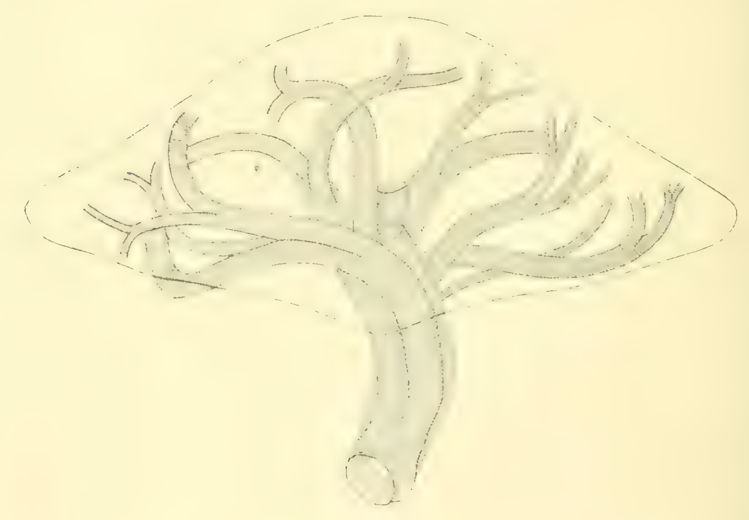
Die Leuchtorgane von *Pyrophorus* und seinen Verwandten sind bisher selten anatomisch untersucht worden. Dubois gibt in seinem Hauptwerk »Les Elatérides lumineux« einen genauen Abriß der von 1526—1855 erschienenen Literatur. In den älteren Werken handelt es sich hauptsächlich um biologische Notizen in Reisebeschreibungen, Beiträge zur Systematik und Angaben einiger physiologischer Untersuchungen. Erst die 1872 und 1885 erschienenen Arbeiten Heinemanns und die zahlreichen Arbeiten Dubois', vor allem sein obengenanntes Hauptwerk beschäftigen sich eingehend mit der Anatomie der Leuchtorgane. Aber auch bei diesen Forschern nimmt die experimentelle Physiologie der Leuchtorgane bei weitem den größten Raum ein. So untersucht Heinemann in seiner zweiten Arbeit vor allem die Wirkung des elektrischen Stromes auf das Leuchten, während Dubois eigentlich alle in Betracht kommenden experimentellen Möglichkeiten zu seinen Untersuchungen heranzieht. Seit diesen letztgenannten Arbeiten sind noch keine weiteren Arbeiten anatomischer wie physiologischer Art erschienen. Vorliegende Untersuchungen sollen bestimmt sein, die Kenntnis über die Anatomie der Leuchtorgane möglichst zu erweitern und Unstimmigkeiten in den Arbeiten Heinemanns und Dubois', die größtenteils auf der Unzulänglichkeit der Schnittmethoden beruhen, richtig zu stellen.

Über die Technik und die Art des Materials ist im ersten Kapitel ausführlich berichtet worden, und ich kann daher gleich mit der

Besprechung der Topographie und Gestalt der Leuchtorgane beginnen.

2. Topographie und Gestalt der Leuchtorgane.

Die leuchtenden Elateriden unterscheiden sich ohne weiteres durch die Anordnung und Gestalt ihrer Leuchtorgane von den leuchtenden Lampyriden. Und zwar handelt es sich in beiden Geschlechtern um ein paariges und ein unpaares Leuchtorgan. Das paarige ist symmetrisch an den Ecken des Prothorax gelegen. Das Chitin über diesen Organen ist wie bei den Lampyriden durchsichtig und erscheint hellgelblich. Das Organ besitzt eine durchschnittliche Größe



Textfig. 14.

Thoraxleuchtorgan von *Pyrophorus noctiluca*. Anordnung der Tracheenstämme. Totalpräparat nach Behandlung mit Kalilauge. Vergr. etwa 50fach.

von $1^1/_2$—1,6 mm, nicht 6,5 mm wie HEINEMANN wahrscheinlich versehentlich angibt; es ist in beiden Geschlechtern nur ganz unerheblichen Schwankungen unterworfen. In der Mitte ist das Organ etwas emporgewölbt und annähernd pilzhutförmig gestaltet (Textfig. 14). Das unpaare Leuchtorgan liegt ventral im ersten Abdominalsegment. Auf die besondere Gestalt dieses Segmentes und die Beziehungen zwischen ihm und dem Abdomen während Ruhe und Flug, Verhältnisse, die von HEINEMANN und DUBOIS eingehend gewürdigt worden sind, will ich nicht eingehen. Es sei nur so viel gesagt, daß der eigentümliche Bewegungsmechanismus des Abdomens es mit sich brachte, daß

ich an meinem lebenden Material das Bauchleuchtorgan nie in Tätigkeit habe sehen können, da das 1. Abdominalsegment nur beim Flug sichtbar wird. Das Chitin über diesem Organ ist ebenfalls glasartig durchsichtig, aber im Gegensatz zu dem des Thoraxleuchtorgans äußerst weichhäutig und schmiegt sich den Konturen des Leuchtorgans auf das innigste an. Von der Gestalt dieses Organes geben HEINEMANN und DUBOIS abweichende Beschreibungen. HEINEMANN vergleicht es mit einer rechtwinkligen dreieckigen Platte, nach DUBOIS wechselt die Gestalt, je nachdem sich das Tier in Ruhelage befindet oder nicht, und zwar soll das Organ während der Ruhe die Gestalt eines »bissac« haben, d. h. eines doppelten Sackes, der gegen die Leibeshöhle hin geöffnet ist. Mit Hilfe eines komplizierten Muskelapparates, auf den DUBOIS sehr ausführlich eingeht und den er auch für seine Leuchttheorie verwertet, soll das Organ, sobald es in Tätigkeit tritt, in eine wappenförmige Platte umgewandelt werden. Ich



Textfig. 15.
Bauchleuchtorgan von *Pyrophorus noctiluca*, ♂. Vergr. = 100fach.

habe mich weder an lebendem noch an totem und geschnittenem Material von dieser eigentümlichen Formänderung überzeugen können. Die Gestalt fand ich stets in gleicher Weise fixiert. Das Organ des Männchens (Textfig. 15) ist etwa $4^1/_2$ mm groß und füllt die ganze Bauchplatte des 1. Abdominalsegmentes aus, das des Weibchens ist beinahe um die Hälfte kleiner. Der proximale Rand des männlichen Leuchtorgans besitzt in der Mitte eine tiefe Einkerbung und im ersten Drittel von der Mitte aus jederseits eine schwächere Einbuchtung, die äußeren zwei Drittel ragen flügelartig proximalwärts. Die distale Begrenzungslinie ist sanft geschweift und am unteren Rande in eine zapfenförmige Verlängerung ausgezogen.

Die Ventralfläche, die dem Chitin unmittelbar aufliegt, zeigt in der Mediane eine leichte U-förmige Erhebung, die von dem proximalen Rande aus bis etwas über die Mitte von einer Spalte durchsetzt wird, welche sich am unteren Rande etwas erweitert und vertieft. Ob die

Spalte einen Beweis dafür bietet, daß das Organ aus zwei symmetrischen Hälften entstanden ist, vermag ich nicht anzugeben. Jedenfalls verläuft die Spalte nur ganz oberflächlich und ist auf tiefer gelegenen Schnitten nicht mehr nachweisbar. Im Sagittalschnitt ist das Organ kegelförmig. Der proximale Teil des Organs ist sehr breit, der distale wird immer schmäler und verjüngt sich dann plötzlich sehr stark.

Das Organ des Weibchens ist einfacher gebaut und besitzt eine gedrungenere Gestalt (Textfig. 16). Die proximalen Ränder sind breit gerundet, das distale Ende weniger geschweift und nicht so stark verjüngt. An der proximalen Begrenzungslinie fehlen die Einkerbungen, ebenso ist die Mittelfurche eben nur angedeutet. Mit ihrer Dorsalseite sind beide Leuchtorgane an einer Art Aufhängeband befestigt,



Textfig. 16.

Bauchleuchtorgan von *Pyrophora noctiluca*, ♀. Vergr. etwa 75fach. *L*, Leuchtorgan; *St*, Tracheenstämme; *mus*, Muskelband.

welches das 1. Abdominalsegment quer durchsetzt. Es besteht aus etwas Bindegewebe und Fettgewebe, der Hauptsache nach aber aus quergestreifter Muskulatur, deren Muskelbündel der Sagittalebene des Körpers parallel laufen (Textfig. 16, S. 268, u. 17, S. 273 *mus*). Ventral liegt zwischen Muskelschicht und Leuchtorgan etwas Fettkörper in dünnen Zelllagen, dorsal ist sie durch typische Fettkörperballen vom Darme getrennt. Auf die Funktion dieser Muskeln, sowie über den Verlauf der Tracheenstämme zum Leuchtorgan will ich an andrer Stelle eingehen.

3. Die Histologie des Leuchtorgans.

Wie bei den Lampyriden bestehen auch hier die Leuchtorgane aus zwei verschiedenen Schichten, der eigentlichen Leuchtzellen-

schicht und einer nicht leuchtenden Schicht. Letztere liegt im Thorax ventral und grenzt das Leuchtorgan gegen die Muskulatur ab, im Bauchleuchtorgan dorsal als Grenze gegen den Fettkörper und das Aufhängeband. Am Thoraxleuchtorgan werden die äußeren Ränder der Leuchtzellenschicht von der ventralen Seite her bis zur halben Höhe von der nicht leuchtenden Schicht umfaßt, so daß diese auf tiefer gelegenen Horizontalschnitten des Organs um die central gelegenen Leuchtzellen ringförmig angeordnet ist. Im Bauchleuchtorgan werden die äußersten links und rechts gelegenen Partien der Leuchtzellen ebenfalls zum Teil umfaßt (Textfig. 17, S. 273 *lz* und *nl*). Nach DUBOIS fehlt die nichtleuchtende Schicht im medianenTeil des Bauchleuchtorgans. Dies widerspricht den Tatsachen, denn auf Horizontalschnitten und Querschnitten kann man sich leicht von dem Vorhandensein dieser Zellschicht überzeugen, gleichviel ob man die ersten mittleren oder letzten Schnitte einer Serie vergleicht.

In ihrem histologischen Aufbau sind die nichtleuchtenden Schichten des Thorax und des Bauchleuchtorgans gleich und besitzen ganz ähnliche Eigenschaften wie die der Lampyriden. Ihr kreidiges Aussehen an konservierten Organen, die Löslichkeit ihrer Zellen in Kali- und Natronlauge und das Auftreten von Harnsäureprodukten, die nach HEINEMANN allerdings hier an Kalk, nicht an Ammoniak gebunden sind, machen es wahrscheinlich, daß bei Elateriden und Lampyriden beide Schichten einander homolog sind. HEINEMANN allerdings bestreitet die zellige Natur dieser Schicht. Nach ihm sind die Harnsäureprodukte nicht in Zellen, sondern zwischen den Tracheenstämmen in regellosen Ballen abgelagert. Die nach ihm embryonal vorhandenen Zellen sollen durch Wachstum der kristallinen Massen später zerstört werden. Doch dem ist nicht so, die zellige Natur der Dorsalschicht tritt stets klar zutage (Textfig. 17, S. 273, *nl*). Es sind große polygonale Zellen, die durch deutliche Zellmembranen voneinander abgegrenzt sind. Der Kern ist verhältnismäßig klein und liegt häufig excentrisch. Das Plasma ist größtenteils angefüllt mit großen Granulis, zuweilen treten auch vakuolenartige Gebilde auf. Wie bei den Lampyriden besteht hier ein deutlicher Farbunterschied zwischen den beiden Schichten, der sich in einer deutlichen, wenn auch unregelmäßig verlaufenden Grenzlinie markiert (Textfig. 17). Während aber die nichtleuchtende Schicht der Lampyriden durch Osmium keine Veränderung erfuhr, tritt bei *Pyrophorus* eine deutliche Bräunung bis Schwärzung der Schicht ein, die vielleicht auf einen größeren Fettgehalt oder auf das Vorhandensein andrer reduzierender Stoffe in den

Zellen hindeuten könnte. HEINEMANN möchte deshalb den Inhalt der nichtleuchtenden Zellen mit den Tracheenendzellen der Lampyriden identifizieren. Da aber die Bräunung lediglich im Thoraxorgan auftritt und auch dann nur sichtbar wird, wenn mehrere Zellschichten hintereinander gelegen sind, so halte ich HEINEMANNS Ansicht nicht für zutreffend. Nach DUBOIS sind die körnigen Zellen der nichtleuchtenden Schicht genau dieselben wie die aktiven Elemente, nur älter. Die Konstanz der Dickenverhältnisse der beiden Schichten während der ganzen Flugdauer, die von HEINEMANN nachgewiesen wurde, die unterschiedliche Färbbarkeit beider Schichten und schließlich die geringere Größe der Leuchtzellen gegenüber den Zellen der nichtleuchtenden Schicht scheinen für die Selbständigkeit der letzteren zu sprechen. Wie bei den Lampyriden erfolgt auch hier innerhalb der nichtleuchtenden Schicht die Aufteilung der Tracheen und Nerven.

Die Leuchtzellenschicht ist vom Chitin durch ein feines Epithel getrennt, das im Bauchleuchtorgan einen histologisch andren Charakter trägt als im Thoraxorgan. Das Epithel des letzteren besteht aus kleineren unscheinbaren Zellen, deren Plasma sich nur in der Mitte etwas vorwölbt. In dieser Vorwölbung liegt der kugelige, im Verhältnis zur Zelle große Kern. Membranen, die die einzelnen Zellen voneinander abgrenzen, sind kaum nachweisbar, nur gegen die Leuchtzellen hin ist eine deutliche Membran ausgebildet. Das Epithel des Bauchleuchtorgans besteht dagegen aus flachen, gleichmäßig rechteckigen Zellen mit deutlichen Querwänden und einem ebenso flachen, längsovalen Kern. Im Gegensatz zum Thoraxorgan setzt sich das Epithel auch nach der dorsalen Seite fort und umgibt auch die nichtleuchtende Schicht. Dieses Epithel besteht allerdings aus ganz feinen, spindelförmigen Zellen mit kleinen, rundlichen Kernen. Zwischen diesen Zellen verlaufen kleine Tracheenstämmchen in regelmäßigem Abstand voneinander. Sie schicken kleine Ästchen aus, die an der Dorsalseite des Epithels hinlaufen.

Die aktiven Zellen des Leuchtorgans sind etwas kleiner als die der nichtleuchtenden Schicht und zeigen im Querschnitt annähernd rhombische Gestalt. Der Kern ist verhältnismäßig groß und durch sein stark gefärbtes Chromatin stets deutlich sichtbar. Die Zellen sind entweder prall erfüllt von kleinen Körnchen (Textfig. 19, S. 276) oder es findet nur um den Kern herum eine Anhäufung derselben statt. Am Rande dieser Zellen treten dann vielfach vakuolenartige Gebilde auf, da hier die Körnchen ganz fehlen können (Textfig. 20, S. 276). Ob dieses Verhalten einen Beweis dafür gibt, daß sich die Zellen in

lebhafter Tätigkeit befunden haben und die Körnchen als Repräsentanten des Leuchtstoffes mehr oder minder aufgebraucht sind, ist natürlich schwer zu sagen. Es kann die Verteilung der Körnchen auch auf die Konservierung zurückzuführen sein. Da sich sowohl Leuchtorgane finden, bei denen die Zellen noch ganz mit Körnchen erfüllt sind, als auch solche, wo sie zum Teil fehlen, möchte ich der Anordnung der Körnchen keine prinzipielle Bedeutung zumessen. Sie zeigen wie die Körnchen der Lampyriden eine große Affinität zu Farbstoffen jeder Art, und bedingen es, daß die Leuchtzellenschicht stets dunkler als die nichtleuchtende Schicht gefärbt ist. Die Leuchtzellen selbst sind eng aneinander gefügt und lassen nur kleine Intercellularräume frei. Auffällig ist im Thoraxleuchtorgan mitunter die Anordnung der Zellen. Während sie an der Basis des Leuchtorgans, also an der nichtleuchtenden Schicht, epithelartig aneinander liegen, machen sich gegen die Spitze des Leuchtorgans hin, vor allem von den seitlichen Rändern aus, eigentümlich gekrümmte Zellgruppen geltend. Zunächst erscheinen sie wie mehrkernige Schläuche, und erst bei starker Vergrößerung kann man sich von dem zelligen Charakter dieser Bildungen überzeugen, da die Membranen äußerst zart sind. Nach Dubois sind diese Zellgruppen sogar von einem bindegewebigen Häutchen eingefaßt, in dem Zellkerne eingebettet liegen. Dubois beschreibt diese Bildungen, die er »cylindres« nennt, recht ausführlich und mißt ihnen eine große Bedeutung zu. Zunächst sei nun betont, daß auch mit den stärksten Vergrößerungen weder das bindegewebige Häutchen noch Kerne in demselben nachgewiesen werden konnten. Ferner sei besonders darauf aufmerksam gemacht, daß diese Zellgruppen sich histologisch in nichts von den Basalzellen und den übrigen Zellen der Leuchtschicht unterscheiden, und daß diese Bildungen lediglich auf die Thoraxleuchtorgane beschränkt sind. Es handelt sich meiner Ansicht nach nur um eine spezifische Anordnung, die ihren Grund in dem festeren Gefüge der Zellen zueinander haben wird.

Nach Dubois werden die aktiven Elemente in kürzester Zeit verbraucht und durch neue aus dem Fettkörper und anliegendem Gewebe einwandernde Zellen ersetzt. Die alten, funktionslos gewordenen Zellen werden hierbei zur Seite geschoben, rückwärts gedrängt und bilden die nichtleuchtende Schicht. Um dieses Einwandern anatomisch erklären zu können, nimmt Dubois eine Verbindung in der Mitte des Leuchtorgans mit dem dahinter liegenden Gewebe an und so fehlt nach ihm in der Mitte des Thoraxorgans und des Bauchleuchtorgans die nichtleuchtende Schicht. Diese Einwanderung ist anato-

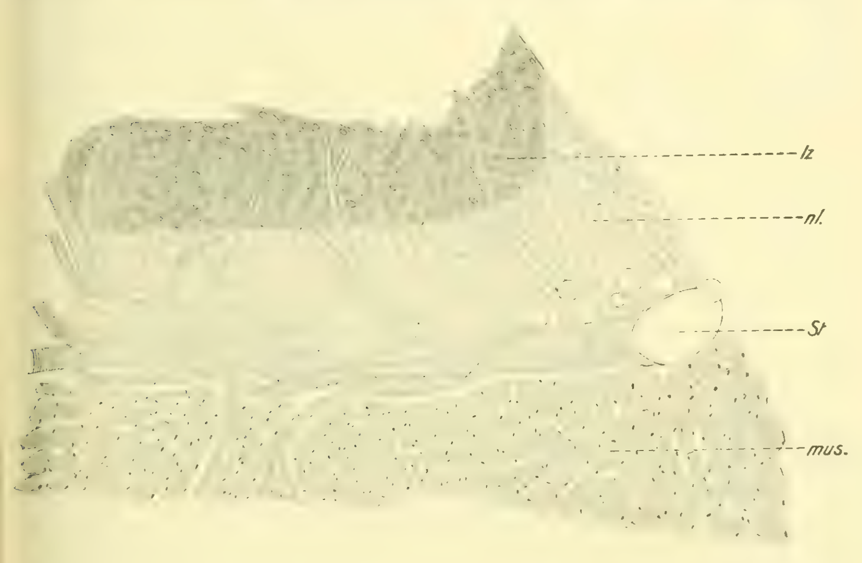
misch unmöglich. Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß die nichtleuchtende Schicht im Thorax- und Bauchleuchtorgan stets als eine einheitliche, gleichmäßig dicke Schicht an der Rückwand der Leuchtzellen ausgebildet ist, Lücken in ihr sind nicht nachweisbar. Ein Ersatz der Leuchtzellen wird ferner unmöglich gemacht einerseits dadurch, daß im Thoraxorgan jeglicher Fettkörper fehlt und das Organ direkt der Muskulatur des Thorax aufsitzt, andrerseits sperrt das breite, das ganze Abdominalsegment quer durchsetzende Muskelband des Bauchleuchtorgans die Verbindung mit dem dorsal von ihm gelegenen Fettkörper (Textfig. 17, S. 273, *mus*). Zudem zeigt der Fettkörper histologisch einen eigenen mit den Leuchtzellen nicht vergleichbaren Charakter. Ich möchte daher die Ansicht DUBOIS' aus anatomischen und histologischen Gründen ablehnen und mit HEINEMANN die beiden Schichten als selbständige, unverändert bleibende Gewebe betrachten.

4. Das Tracheensystem.

Die allgemeine Anordnung der Tracheenstämme und die der Stigmata, sowie deren Muskulatur und Mechanismus werden von HEINEMANN und DUBOIS so eingehend geschildert, daß eine nochmalige Beschreibung dieser Verhältnisse überflüssig erscheint. Mit Recht macht DUBOIS im Gegensatz von HEINEMANN darauf aufmerksam, daß die Tracheenstämme der einzelnen Segmente durch Längsstämme verbunden sind, die dadurch das ganze Tracheensystem einheitlich und von der Tätigkeit einzelner Stigmata unabhängiger machen.

Die Tracheen des Thoraxleuchtorgans nehmen ihren Ursprung von den Stigmen des Prothorax aus. Der Tracheenstamm, der hier entspringt, ist sehr stark, teilt sich kurz hinter dem Stigma in zwei etwa gleichstarke Äste, von denen der eine die Thoraxmuskulatur versorgt, der andre zum Leuchtorgan des Thorax hin verläuft. Unmittelbar unter den Leuchtorganen biegt diese Trachee rechtwinklig um und tritt von der Ventralseite her in das Leuchtorgan ein. Kurz vorher teilt sich der Stamm in fünf bis sechs schwächere Tracheen, die fest aneinander geklebt sind, so daß eine Isolierung einzelner ohne Verletzung nicht möglich ist. Innerhalb der nichtleuchtenden Schicht teilen sich die großen Stämme in kleinere auf und dringen von da aus in die Leuchtzellenschicht ein. Von den Tracheenstämmen versorgen die mittleren die obere dorsale Partie, die seitlichen die rechten und linken (Textfig. 14, S. 266). Die Anordnung der Tracheen ist nicht fest bestimmt; individuelle, wenn auch unerhebliche Unterschiede in der Verteilung sind fast stets vorhanden.

Die Tracheen des Bauchleuchtorgans nehmen ihren Ursprung in den beiden Stigmen des 1. Abdominalsegmentes. Von hier geht jederseits ein stärkerer Ast aus, der sich, an dem Muskelband des Leuchtorgans angekommen, in eine Reihe von Tracheen aufspaltet, die rechts und links annähernd symmetrisch entwickelt sind. Ein schwacher Ast verläuft am proximalen Rande des Aufhängebandes, geht dann schräg nach abwärts und tritt von der Dorsalseite her an das Leuchtorgan heran. Zwei starke und einige kleine Äste durchdringen, nachdem sie zunächst auf der Ventralseite des Aufhängebandes verlaufen

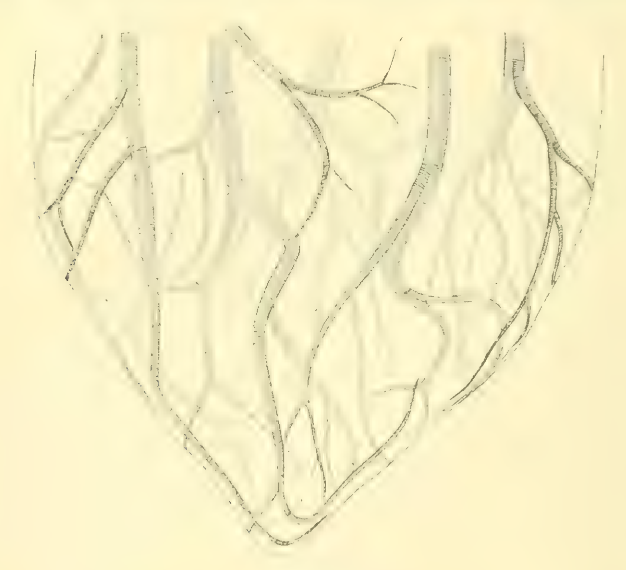


Textfig. 17.

Querschnitt durch das Bauchleuchtorgan von *Pyrophorus noctiluca*, ♀. Pikrinsäure, Boraxkarmin. Vergr. = 175fach. *lz*, Leuchtzellenschicht; *nl*, nicht leuchtende Schicht; *mus*, Muskelband; *St*, Stammtrachee.

sind, das Muskelband, um ebenfalls von der Dorsalseite her sich dem Leuchtorgan zu nähern. Schließlich verläuft noch ein Ast auf der Distalseite, der sich unter dem Leuchtorgan fingerförmig in kleinere Tracheen aufteilt, die das Organ von unten her mit Luft versorgen (Textfig. 16, S. 268). Es handelt sich also bei *Pyrophorus* nicht um eine einheitliche Haupttrachee, von der eine Schar gleich starker Seitentracheen abgeht, sondern wir haben ein System von Tracheen vor uns, das auf beiden Seiten symmetrisch entwickelt ist, dessen Einzeltracheen untereinander aber keine Verbindung aufweisen. Die Tracheen treten für gewöhnlich nicht gemeinsam, sondern jede für sich

auf verschiedenen Horizonten in das Leuchtorgan ein. Die stärkeren Äste verlaufen innerhalb des Leuchtorgans zwischen der nichtleuchtenden und der Muskelschicht (Textfig. 17), und gehen dem Muskelband zunächst parallel. Ein solcher Ast teilt sich dann kurz nach seinem Eintritt in mehrere Äste, von denen die meisten durch die nichtleuchtende Schicht hindurch nach der Leuchtzellenschicht vordringen. Einige biegen auch nach der Dorsalseite um und versorgen die Muskulatur. Neben diesen Tracheenstämmen verlaufen senkrecht davon und näher an der nichtleuchtenden Schicht eine Schar kleiner Tracheen, die von unten her in das Leuchtorgan eingetreten sind.

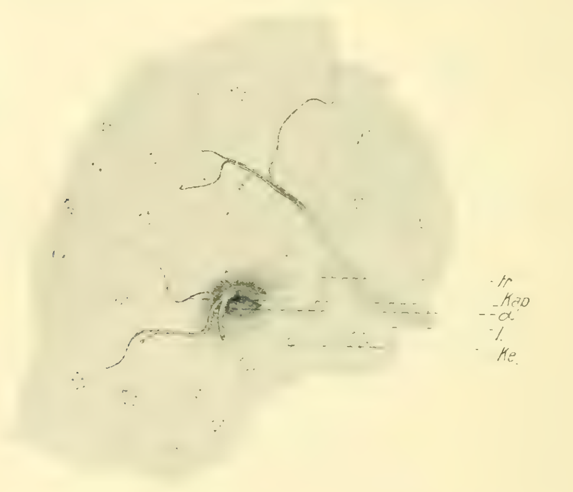


Textfig. 18.
Tracheenverteilung im Bauchleuchtorgan von *Pyrophorus noctiluca*, ♂ nach Behandlung mit Kalilauge. Vergr. = 125fach.

Wie bei den Lampyriden erfolgt innerhalb der nichtleuchtenden Schicht eine weitere Aufteilung in kleinere Tracheen, von denen nur die allerwenigsten dazu bestimmt sind, diese Schicht mit Sauerstoff zu versorgen; der weitaus größte Teil läuft durch die nichtleuchtende Schicht hindurch, um innerhalb der Leuchtzellen sich in feinste Äste aufzuteilen. Innerhalb der Leuchtzellenschicht des Bauchleuchtorgans lassen sich wenigstens fünf bis sieben größere Tracheenstämme unterscheiden, die allmählich eine reichliche Aufteilung erfahren (Textfig. 18, S. 274). Eine Scheidung der Tracheen in verschiedene Kategorien, wie es bei den Lampyriden möglich war, ist allerdings hier

nicht angängig. Es erfolgt eine allmähliche Aufteilung in immer feinere Äste. Allerdings sind schon diese an Präparaten, die nicht mit Osmium behandelt sind, kaum wahrnehmbar, höchstens deuten die charakteristischen halbmondförmigen Kerne des Tracheenepithels auf ihr Vorhandensein hin. Nach DUBOIS entbehrt das Leuchtorgan, obgleich er Osmium zum Konservieren benutzt hat, selbst in der Leuchtzellenschicht gänzlich der Tracheen: »Il m'a été impossible de constater la présence de la moindre trachée dans le parenchyme même de l'organe lumineux proprement dit, soit en pratiquant des coupes sur des organes d'Insectes qui avaient été tués par la vapeur d'acide osmique soit par les procédés d'injections que nous avons d'écrits«. Dagegen hat HEINEMANN nach seinen Darlegungen die Tracheen im Leuchtorgan wohl gesehen. Nach ihm sind die Tracheenstämme im Thoraxleuchtorgan nicht baumförmig verzweigt wie bei den Lampyriden, sondern besitzen mehr eine pinselförmige Anordnung. Tracheenendzellen konnte HEINEMANN nicht nachweisen, dafür sind nach ihm die Leuchtzellen auf die Tracheen aufgereiht, »wie Perlen auf eine Schnur«. Und zwar sollen die einzelnen Leuchtzellen von den Tracheenästchen durchbohrt werden und von letzteren feinste Ästchen ausgehen, die im Innern der Zelle nahe dem Kern enden. Es ist mir nicht gelungen, einen Unterschied in der Art der Verzweigung zwischen Thorax- und Bauchleuchtorgan nachzuweisen, in beiden waltet durchaus der dendritisch verzweigte Typ vor, der gerade im Thoraxorgan recht gut ausgeprägt ist. Ein Aufreihen der Zellen auf die Tracheen, vor allem ein Durchdringen der Leuchtzellen durch feine Tracheenästchen konnte nie beobachtet werden. Bei der Behandlung mit Kalilauge und auf Mazerationspräparaten, auf Grund deren HEINEMANN zu dieser Anschauung kommt, bleiben allerdings die Tracheen in enger Beziehung mit den Leuchtzellen, da sich die feinen Ästchen sehr innig den Zellen anschmiegen. Auf Schnitten kann man sich aber überzeugen, daß die feinsten Ästchen intercellular verlaufen und daß Tracheen innerhalb der Leuchtzellen nie auftreten. Mit Recht aber betont HEINEMANN, daß Bildungen, die den Endzellen der Lampyriden homolog wären, bei *Pyrophorus noctiluca* vollkommen fehlen. An ihre Stelle treten hier Einrichtungen spezieller Art, die aber vielleicht physiologisch denselben Zweck erfüllen. Verfolgt man einen feinen Tracheenstamm innerhalb der Leuchtzellenschicht, so teilt sich dieser, wie schon erwähnt, in immer feinere Äste auf. Diese verlieren plötzlich ihre typische Spiralverdickung und entsenden mehrere, meist drei bis fünf feinste Röhrchen, denen die Spiralverdickung abgeht (Textfig. 19,

Textfig. 20, S. 277). Sie sind als direkte, wenn auch stark verjüngte Fortsätze der großen Tracheen aufzufassen, und die ich daher in Anschluß an Bongardt (vgl. S. 252) als »Kapillaren« bezeichne. Unmittelbar an ihrer Ursprungsstelle liegen mehrere kleine, rundliche Gebilde (Textfig. 20, S. 277). Die histologische Deutung derselben stößt bei der Kleinheit dieser Objekte und der totalen Schwärzung, die sie durch Osmium erfahren, auf große Schwierigkeiten. Es konnte daher nicht mit Sicherheit festgestellt werden, ob wirklich Kerne vorliegen oder ob es sich nur um eine Verdickung der Tracheenspirale oder um accessorische Gebilde handelt. Sollten wirklich Kerne vorliegen,

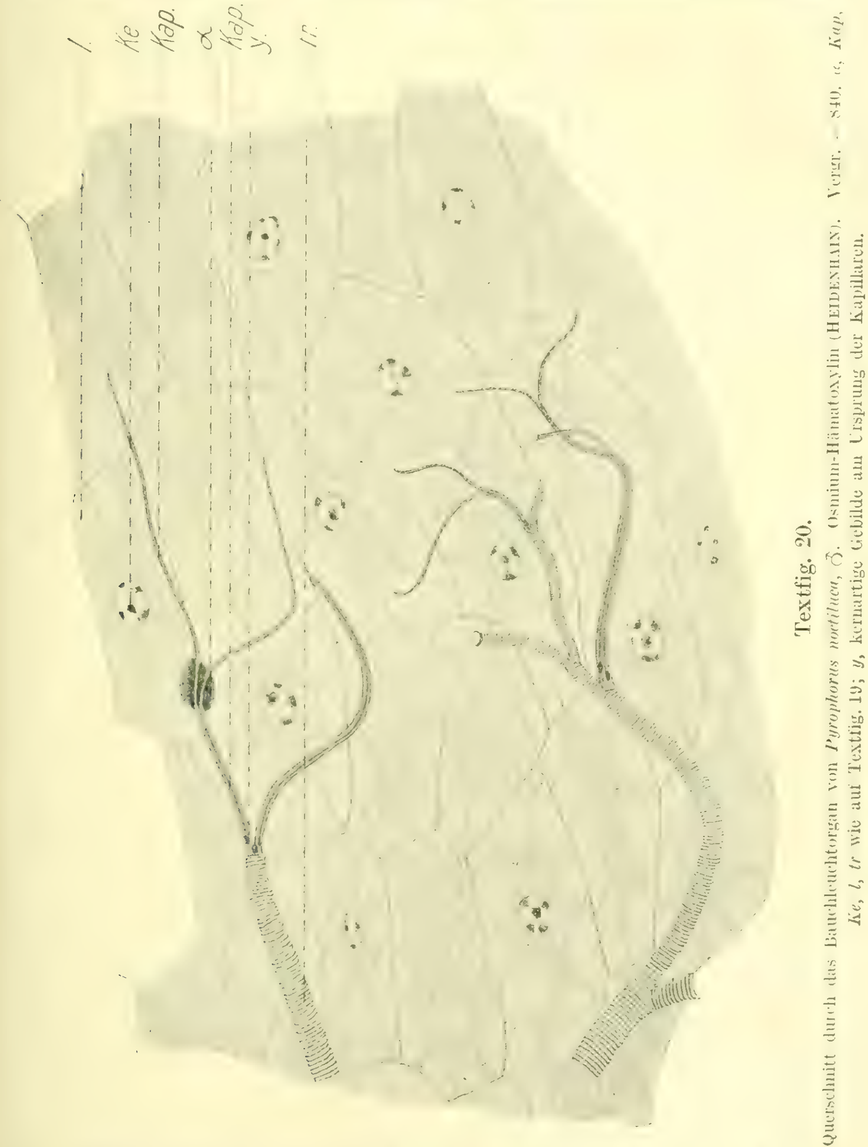


Textfig. 19.

Querschnitt durch die Leuchtzellenschicht des Thoraxorganes von *Pyrophorus noctiluca*, ♂. ♀. Osmium-Hämalaun. Vergr. = 670. *α*, Einwirkung der Osmiumsäure auf die benachbarten Zellen; *Kap*, Kapillaren; *Ke*, Kerne der Leuchtzellen; *l*, Leuchtzellen; *tr*, zuführende Trachee.

dann wären die anatomischen Voraussetzungen gegeben, Kapillare und Kern als ein zelliges Endorgan einer Trachee aufzufassen, auch wenn ihre Ausbildung durchaus verschieden von dem der Lampyriden wäre. Die Kapillaren selbst bestehen aus einem dünnen Plasma, das durch die Osmiumeinwirkung stärker als die Fortsätze der Lampyriden gebräunt wird. Auf Querschnitten erweisen sie sich als hohl. Als besonders typisch für sie möchte ich erwähnen, daß sie immer büschelförmig einer Trachee entspringen, zunächst eine Zeitlang eng nebeneinander verlaufen, um erst in größerer oder geringerer Entfernung vom Ausgangspunkt zu divergieren. In der Art ihrer Erscheinung unterscheiden sie sich auch sonst nicht unerheblich von den Tracheen-

fortsätzen der Lampyriden. Zunächst sind sie etwa vier- bis fünfmal länger als diese und weisen schon an ihrer Ursprungsstelle einen weit geringeren Durchmesser auf (Textfig. 20). Ganz allmählich wird dieser

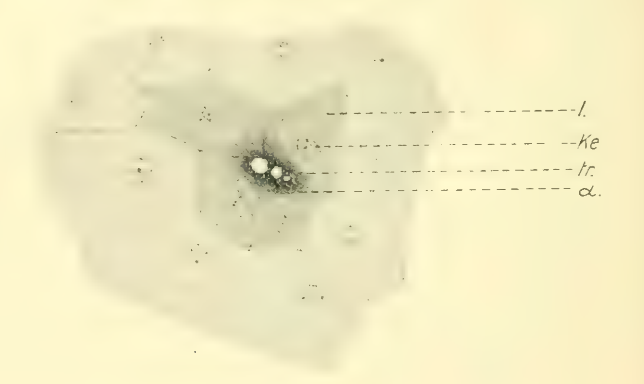


Textfig. 20.

Querschnitt durch das Bauchleuchtorgan von *Pyrophorus noctilucus*, ♂. Osmium-Hämatoxylin (HEIDENHAIN). Vergr. 840. *α*, *Kap*, *Ke*, *l*, *tr* wie auf Textfig. 19; *y*, kernartige Gebilde am Ursprung der Kapillaren.

immer mehr verringert, bis die Kapillare schließlich so fein wird, daß sie auf ihrem intercellularen Verlauf von den Zellmembranen kaum zu unterscheiden ist (Textfig. 19, S. 276, u. 20 *kap*).

Abgesehen von dem oben angegebenen zweifelhaften Falle lassen sich weder an der Ursprungsstelle noch am äußersten Ende der Kapillare Bildungen nachweisen, die auf ein Vorhandensein von zelligen Endorganen schließen liesen. Allerdings erwecken die an der Kapillare auftretenden Bräunungen den Eindruck solcher Gebilde, denn die rundlichen oder gestreckten, bräunlich bis schwärzlichen Flecken fallen ohne weiteres ins Auge (Textfig. 19, S. 276, u. 21, S. 278, *α*). Läßt schon die mannigfachste Variation in der Gestaltung dieser Gebilde, ihr unregelmäßiges Auftreten bald am Anfang, bald in der Mitte oder am Ende der Kapillare darauf schließen, daß es keine selbständigen histologischen Gebilde sind, so wird dies noch erhärtet durch das Fehlen irgendwelcher Kerne. Bedenkt man schließlich, daß diese Bildungen



Textfig. 21.

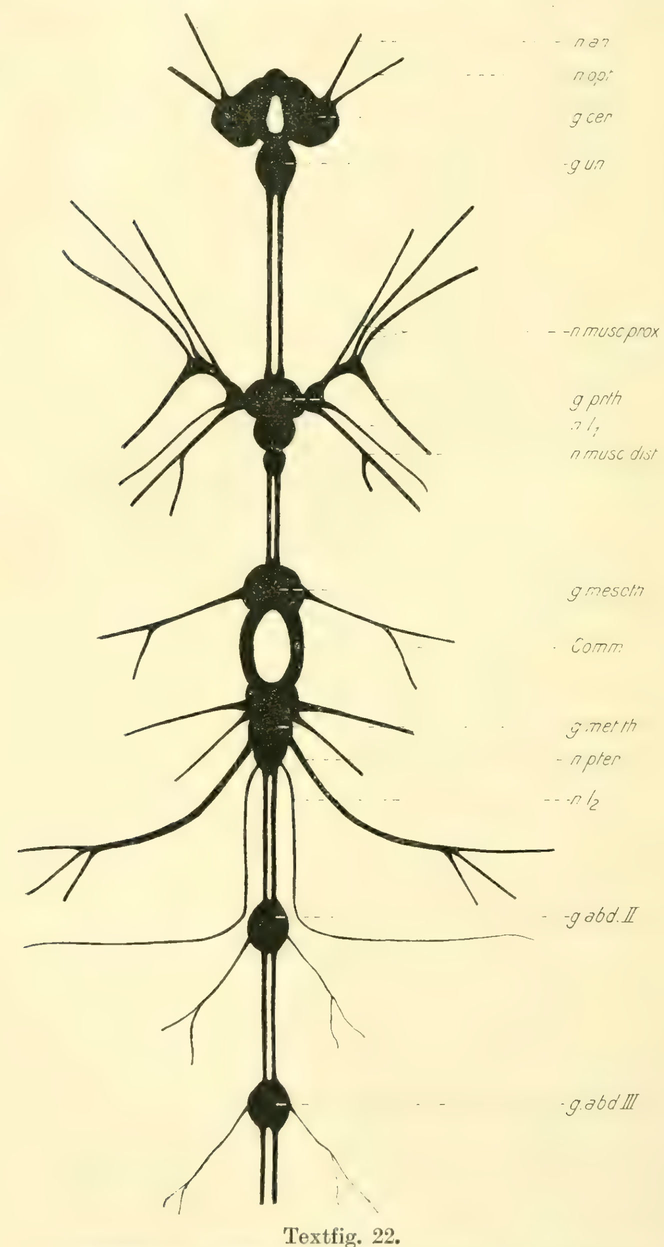
Querschnitt durch die Leuchtzellenschicht von *Pyrophorus noctiluca*, ♀. Einwirkung der Osmiumsäure von der Trachee aus auf das benachbarte Gewebe. *α*, *Ke*, *l*, *tr* wie auf Textfig. 19.

überhaupt ganz fehlen können, so ist ihnen wohl eine besondere Bedeutung nicht zuzumessen. Ich fasse sie als Produkte der Einwirkung der Osmiumsäure auf die Umgebung der Tracheen auf, um so mehr, als schon bei größeren Tracheen, die noch deutlich die Spiralverdickung tragen, die Tendenz vorliegt, auf die benachbarten Zellen einzuwirken und die Zellen im Umkreis der Tracheen mehr oder minder zu bräunen (Textfig. 21). Stets aber erweist es sich, daß hier wie bei den Kapilllaren die Intensität der Einwirkung proportional mit der Entfernung von der Trachee abnimmt und daß je nach der Stärke der Osmiumsäure mehr oder weniger Zellen in Mitleidenschaft gezogen werden. Eine befriedigende Erklärung für dieses Verhalten konnte nicht gefunden werden.

5. Das Nervensystem.

Das Nervensystem von *Pyrophorus noctiluca* zeigt von dem der andren Elateriden nicht unerhebliche Abweichungen, und ich möchte nicht verfehlen an Hand der vorliegenden Skizze auf diese Punkte hinzuweisen (Textfig. 22). Das Oberschlundganglion (*g. c.*) ist verhältnismäßig groß und fällt durch die starke laterale Verbreitung der Ganglienmasse auf. Ihm entspringen der Augennerv (*n. opt.*) und der Fühlernerv (*n. an.*). Die Kommissur zwischen Ober- und Unterschlundganglion (*g. un.*) ist sehr kurz, die zwischen letzterem und erstem Thoracalganglion (Ganglion des Prothorax) die längste im ganzen Nervensystem. Nach Dubois gehen von der Mitte dieser Kommissur Nerven ab, von deren Vorhandensein ich mich nicht überzeugen konnte. Das Prothoracalganglion (*g. pth.*) ist zusammengesetzt aus zwei ganglionären Anhäufungen, die sowohl rein äußerlich an den doppelten Anschwellungen als auch auf Schnitten deutlich zu erkennen sind. Die proximale Anschwellung ist die größere; von ihren lateralen, flügelförmig verbreiterten Partien entspringen starke Nerven, die die mächtige Thoracalmuskulatur versorgen. Ein starker Ast, der an der Basis ampullenartig angeschwollen ist, (*n. musc. prox.*) geht, nachdem er sich in vier kleinere Äste geteilt hat, schräg nach vorn zur proximalen Thoraxmuskulatur. Ein schwächerer Ast, der ebenfalls in der flügelförmigen Verbreiterung des Ganglions seinen Ursprung nimmt, geht nach hinten zur distalen Muskulatur des Prothorax (*m. musc. dist.*). Zwischen beiden Ästen entspringt der Nerv, der die Thoraxleuchtorgane versorgt (*n.* l_1.). Er tritt von der Ventralseite an das Leuchtorgan heran und dringt, dem Laufe der starken Trachee folgend, in das Organ ein. Innerhalb der Dorsalschicht teilt er sich in mehrere Äste und tritt dann in die Schicht der Leuchtzellen ein. Das Ganglion des Mesothorax (*g. meso. th.*) ist verhältnismäßig unansehnlich entsprechend der Ausbildung des Segmentes und scheint für die Innervierung der Thoraxmuskulatur wenig Bedeutung zu haben. Die Kommissur, die das Ganglion des Mesothorax mit dem des Metathorax verbindet, zeigt bei *Pyrophorus* eine ganz besondere Ausbildung, auf die Dubois schon hinweist. Es schiebt sich nämlich von der Ventralseite des Metathorax her ein starker Chitinzapfen zwischen die Muskulatur, welcher den Flügelmuskeln und der Springmuskulatur zum Stützpunkt dient. Dieser Zapfen wird nun von den Kommissuren beiderseits umfaßt und es entsteht die charakteristische ringförmige Bildung (*com.*). Zugleich fällt es auf, daß die Kommissur flach, band-

zörmig ausgebildet ist. Um einer Verletzung der Nerven am Chitinfapfen vorzubeugen, ist zwischen der Kommissur und dem Zapfen



Textfig. 22.

Nervensystem von *Pyrophorus noctiluca*, ♂. Vergr. = etwa 100fach.

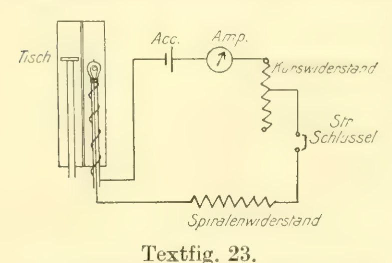
eine dicke Fettzellenschicht ausgebildet. Das Ganglion des Metathorax (*g. met. th.*) ist ebenfalls zusammengesetzt, und zwar aus drei Abschnitten. Daß das 1. Abdominalsegment mit in dieses Ganglion einbezogen ist, erklärt sich leicht aus der geringen Ausbildung des Segmentes. Daher entspringen neben Nerven, die hauptsächlich die Flügelmuskulatur versorgen, (*n. pter.*) von dem distalen Abschnitte des Ganglions die Nerven des Bauchleuchtorgans (*n.* l_2.). Diese verlaufen zunächst der Kommissur zum 2. Abdominalganglion (*g. abd. II*) parallel, um hier an diesem Ganglion rechtwinklig umzubiegen und an die Dorsalseite des Leuchtorganes heranzutreten. Hier teilt sich jeder Ast in drei kleinere, die das Muskelband durchsetzen und in die nichtleuchtende Schicht eindringen. Wenn DUBOIS schreibt: »Il est donc fort probable que ce tissu lumineux d'origine adipeuse ne contient pas plus des nerfs que l'oeuf non segmenté qui est également lumineux«, so dürfte dies etwas zu viel gesagt sein. Immerhin sind im Thoraxleuchtorgan und im Bauchleuchtorgan innerhalb der Leuchtzellenschicht die Nerven äußerst schwer zu verfolgen, um so mehr als die Leuchtzellen jede Farbe begierig aufnehmen. Außer vielen kleinen Ästchen und Verzweigungen konnten weder Nervenendigungen spezifischer Art nachgewiesen werden, noch Andeutungen gefunden werden, welche Elemente, ob Leuchtzelle oder Tracheenkapillare, innerviert werden. Daß andrerseits ein unmittelbarer nervöser Einfluß stattfinden muß, beweist die prompte Beantwortung von Reizen durch Aufstrahlen der Leuchtorgane.

6. Physiologie.

Die physiologischen Experimente wurden im Institut für Physiologie ausgeführt und ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. VON BRÜCKE für die gütige Auswahl und Bereitstellung der Apparate, sowie vor allem für seine Anleitungen und seine Unterstützung bei der Ausführung der Experimente meinen Dank aussprechen. Da von vornherein zu befürchten stand, daß die mir von Prof. V. JHERING übersandten lebenden Exemplare von *Pyrophorus noctiluca* nicht allzu lang am Leben bleiben würden, so war ich darauf bedacht, die physiologischen Experimente nur auf das allernotwendigste zu beschränken, und vor allem das heranzuziehen, was in der Literatur noch keine Berücksichtigung gefunden hatte. Und zwar sollten die folgenden Versuche dazu dienen, einen Vergleich zwischen der Lichtstärke von *Pyrophorus noctiluca* und *Lampyris splendidula* auf Grund photometrischer Messungen aufzustellen. Wenn in den vorliegenden Unter-

suchungen nur die Maximalwerte von *Pyrophorus* in Betracht gezogen wurden, so geschah dies aus folgendem Grunde: einerseits konnten die optimalen Bedingungen für die Käfer doch kaum erreicht werden, andrerseits konnte gerade das Bauchleuchtorgan, welches dank seiner Größe am hellsten leuchtet, aus schon erörterten Gründen nicht zu den Untersuchungen herangezogen werden.

Die Untersuchungen an *Pyrophorus noctiluca* wurden im Januar 1912, die Kontrollversuche an *Lampyris splendidula* im Juni 1912 in genau derselben Versuchsanordnung vorgenommen. Die Versuche wurden wie folgt ausgeführt (Textfig. 23). Eine Blechröhre von rechteckigem Durchschnitt war in der Mitte durch eine blecherne Scheidewand in zwei gleiche Hälften geteilt. In der einen befand sich eine bewegliche Unterlage aus Kork, in der andern eine kleine bewegliche Osramlampe. Die Doppelröhre war durch künstliche Hand so befestigt, daß sie über den Tischrand hervorragte und leicht zugänglich war. Als Stromquelle diente eine Akkumulatorenzelle von 2,1 Volt Spannung. In den Stromkreis war ferner aufgenommen ein Milliampermeter (1° = 0,01 Ampere), ein Spiralenwiderstand, ein kleiner Kurswiderstand und ein Stromschlüssel. Der Käfer wurde mittels eines quer über die Flügeldecken, kurz hinter dem Thorax ausgespannten Gummibändchen fixiert, das mit Stecknadeln an der Korkunterlage befestigt war, und zwar so, daß der Käfer mit dem Kopf der Scheidewand zulag, um die beiden Lichtquellen möglichst einander zu nähern. Die Blechröhre wurde mit einer Mattglasscheibe und einer Milchglasscheibe bedeckt, erstere wurde aber bei den späteren Versuchen nicht mehr verwendet. Die beiden Lichtquellen, Käfer und Lampe, wurden so lange verschoben, bis die beiden Hälften des Milchglases gleichstark beleuchtet waren. Die Entfernung, um die verschoben worden war, wurde vom oberen Rande nach Abnahme des Deckels gemessen. Es seien nun einige Versuche aus dem Protokoll wiedergegeben:



Textfig. 23.
Apparatanordnung für die physiologischen Experimente.

1. Versuch: 19. Januar 1912.

Kleiner Käfer, Stromstärke 220 Milliamp. Spiralenwiderstand voll eingeschaltet. Außer der Milchglasplatte wurde noch eine Mattglasplatte benutzt. Kurswiderstand stand auf dem mittleren Knopf.

Lichtgleichheit wurde erzielt bei Käferabstand = 17 mm, Lampenabstand = 133 mm.

2. Versuch: 22. Januar 1912.

Großer Käfer. Stromstärke 200 Milliampere. Benutzt wurde nur das Milchglas. Widerstand wie bei Versuch 1.

Lichtgleichheit bei Käferabstand = 12 mm.

Lampenabstand = 21 mm. Der Käfer leuchtet nicht sehr stark.

3. und 4. Versuch: 23. Januar 1912.

Zunächst mit dem großen, dann mit dem kleinen Käfer. Beide leuchten sehr hell, so daß die Lampe durch volles Ausschalten des Spiralenwiderstandes zum helleren Glühen gebracht werden mußte. Stromstärke 210 Milliampere. Nur Milchglasplatte.

a) Großer Käfer: Lichtgleichheit bei Käferabstand = 6 mm,
Lampenabstand = 28 mm.

b) Kleiner Käfer: Lichtgleichheit bei Käferabstand = 8,5 mm,
Lampenabstand 92 mm.

Es wurden nun noch eine Reihe von Versuchen angestellt, die aber die Maximalwerte des 3. und 4. Versuches nicht übertrafen. Da die Tiere allmählich immer schwächer leuchteten, wurden die Versuche abgebrochen. Im Juni desselben Jahres wurde nun die Lichtstärke der Lampyriden bei analogen Verhältnissen geprüft. Es war aber, um die gleiche Apparatanordnung beibehalten zu können, nötig, die Lampe durch ein Episkotister mit verstellbaren Sektoren abzuschwächen. Zu den Versuchen wurden nur die Männchen von *Lampyris splendidula* benutzt, die mittels eines Tropfen Kollodiums auf der Korkunterlage befestigt waren. Die Distanzen sowohl der Lampe, als auch die Käfer von der Mattscheibe waren bei folgenden Versuchen immer die gleichen und betrugen für die Lampe 28 mm, für den Käfer 6 mm. Lichtgleichheit wurde dadurch erzielt, daß die Sektoren des Episkotiser verstellt wurden. Die Winkel wurden dann gemessen.

1. Versuch: 24. Juni 1912.

1. Männchen. Lampe bei 90° Episkotister zu hell, bei 60° dunkel, bei 70° gleich.
2. Männchen. Gleichung bei 14° Episkotister.
3. Männchen. Bei 70° dunkel, Gleichung bei 90° Episkotister.
4. Männchen. Gleichung bei 48° Episkotister.
5. Männchen. » » 60° Episkotister.

2. Versuch: 27. Juni 1912.

1. Männchen. Gleichung bei 150°.

2. Männchen. Gleichung bei 180°.
3. Männchen. Gleichung bei 170°.

3. Versuch: 30. Juni 1912.
1. Männchen. Gleichung bei 150°.
2. Männchen. Gleichung bei 180°.
3. Männchen. Gleichung bei 180°.

Die Versuche wurden nun noch mehrere Tage fortgesetzt, die Resultate waren annähernd denen des 2. und 3. Versuches, übertrafen sie aber nie.

Die Versuche an *Lampyris* sind zugleich deshalb interessant, weil sie zeigen, wie sehr das Leuchten durch die Witterung beeinflußt wird. Am 24. Juni war es verhältnismäßig kühl und windig, während am 27. und 30. Juni sehr warmes und ruhiges Wetter herrschte. Im Freien kann man beobachten, daß Wind und Mondschein das Licht ungünstig beeinflussen. Die Käfer leuchten zwar, aber nur sehr kurze Zeit, um dann lange Zeit untätig zu sein. Regen an schwülen Abenden beeinflußt das Leuchten kaum.

Die Versuche vom 27. und 30. Juni ergeben, daß bei günstigsten Bedingungen die Lichtstärke von *Lampyris splendidula* annähernd die Hälfte der Lichtstärke der Thoraxorgane von *Pyrophorus noctiluca* erreichen kann. Der höchste beobachtete Wert von *Pyrophorus noctiluca* wurde berechnet. Die benutzte Osramlampe ergab bei einem Vergleich mit der Amyl-Acetatlampe von Hefner-Alteneck 0,0034 Hefner-Einheiten. Die Lampendistanz betrug 28 mm, die Käferdistanz 6 mm. Die Beleuchtungsstärke der Thoraxleuchtorgane von *Pyrophorus* wurde daher zu 0,00016 Meterkerzen (MK.) berechnet. Für die Männchen von *Lampyris splendidula* ergab sich ein Wert von 0,00008 MK. Dubois erhielt auf Grund photometrischer Messungen, die auf etwas andre Weise ausgeführt waren, einen Wert von $^1/_{150}$ MK $= 0{,}0066$ MK, also einen wesentlich höheren Wert. Da aber die Größe von *Pyrophorus* erheblich schwankt — ich erhielt z. B. von Prof. von Jhering tote Tiere, die beinahe doppelt so groß waren, als mein lebendes Material — und wahrscheinlich auch die Jahreszeit nicht unbedeutenden Einfluß auf das Leuchten hat, so könnte sich die Differenz der beiden Werte auf diese Weise erklären. Als Bestätigung sei auf das Protokoll 4 hingewiesen, aus welchem sich ergibt, daß der Maximalwert des nur um etwa eine halbe Kopflänge kleineren Käfers 0,00003 MK beträgt. Zum Vergleich sei noch angeführt, daß das von Weber an Leuchtfischen der Bandasee beobachtete Licht nach von

Brücke und Steche einen Wert von 0,00012 hatte, während Steche für *Photoblepharon* einen Wert von 0,0024 MK erhielt.

Die Theorie des Leuchtvorganges.

Über die Theorie des Leuchtvorganges sind sehr viele Ansichten geäußert worden, die in ausführlicher Weise im Handbuch für vergleichende Physiologie von Hans Winterstein kritisch betrachtet werden. In diesem Zusammenhang sei in nur kurzem auf die Theorie Dubois' eingegangen. Dubois glaubte auf Grund seiner Experimente über die Einwirkung von Giften auf das Leuchtorgan annehmen zu müssen, daß ein kontraktiles Element bei der Lichtproduktion beteiligt ist. Und zwar sind es nach ihm eine Reihe von Muskeln im Thorax wie im Abdomen, auf deren Wirkung teilweise die Lichtproduktion beruht. So unterscheidet er (Elatérides lumineux S. 223, Fig. 13) am Thoraxorgan zunächst ein Muskelbündel, welches vom Leuchtorgan nach vorn geht etwa parallel dem Darm und welches am Chitin inseriert. Ein zweites Paar Muskeln läuft vom Leuchtorgan ventralwärts nach hinten und inseriert am Ventralskelett. Die Wirkung der Muskeln ist nun folgende: tritt eine Kontraktion des einen oder des andern Muskels ein, dann öffnet sich ein Hohlraum (»hiatus«) zwischen den Leuchtzellen und den Zellen der nichtleuchtenden Schicht, in welchen das Blut eintritt und das Leuchten hervorruft. »Chacun de ces muscles peut ouvrir l'hiatus, par où le sang se précipite dans l'organe au moment où le phénomène lumineux va se produire.« Arbeiten beide Muskeln zusammen, dann wird der »hiatus« am größten, die Leuchtkraft am stärksten. Erschlaffen sie, so entweicht das Blut und das Leuchten hört auf.

Am Bauchleuchtorgan unterscheidet Dubois zunächst einen Muskel, der an der proximalen Chitindecke des Beleuchtorgans angreift und andrerseits am Chitin des Metathorax befestigt ist. Ihm fällt die Aufgabe zu, den Quersack (Bissac), welchen das Leuchtorgan im Ruhezustand bildet, auszuspannen und das Leuchtorgan zu einer einheitlichen Platte zu gestalten. Durch diesen Druck soll bewirkt werden, daß das Blut vom Thoracalsinus sich in das Bauchleuchtorgan stürzt, und zwar in einen spaltförmigen Hohlraum, dessen Lumen noch durch die Kontraktion zweier symmetrischer Muskelbündel am äußersten rechten und linken Flügel erweitert werden soll.

Gegen diese Theorie sind verschiedene Einwände auf Grund der anatomischen Befunde geltend zu machen. Die Muskulatur des Thorax besteht aus nebeneinander liegenden, der Sagittalebene des Kör-

pers parallel gerichteten Muskelbündeln, die keine Beziehung zum Leuchtorgan aufweisen. Spezifische Muskeln des Thoraxorgans sind nicht vorhanden. Wird das Organ samt den Tracheen herauspräpariert, so bleiben allerdings gewöhnlich einige Muskelbündel am Leuchtorgan hängen, die aber auch zur Thoraxmuskulatur gehören und anatomisch nichts mit dem Leuchtorgan gemeinsam haben. Desgleichen sind die Muskelbündel des Aufhängebandes am Bauchleuchtorgan, welche eine große Rolle bei der Einziehung des Leuchtorgans spielen, vollkommen unabhängig vom Leuchtorgan und von ihm durch Fettkörper getrennt (Textfig. 17, S. 273), ebenso wie die einzelnen Muskelbündel. Das Vorhandensein der äußeren lateralen Muskelbündel am Bauchleuchtorgan konnte nicht nachgewiesen werden. Weiterhin ist der Zusammenhang zwischen den einzelnen Leuchtzellen und zwischen diesen und der Dorsalschicht ein äußerst loser, andre histologische Elemente, Bindegewebe oder Hartteile treten innerhalb des Leuchtorgans nicht auf und man kann sich schwer eine Vorstellung machen, wie auf die weichen Elemente des Leuchtorgans eine Muskelwirkung erfolgen sollte, zumal da besondere Angriffspunkte für die Muskeln fehlen.

Da Dubois innerhalb der Leuchtzellenschicht keine Tracheen hatte nachweisen können (vgl. oben), so erklärte er das Leuchtphänomen mit dieser Blutmuskeltheorie. Diese ist aber anatomisch nicht genügend begründet und zum Verständnis des Leuchtvorganges nicht nötig. Vielmehr sind die Leuchtorgane der Elateriden sowohl wie die der Lampyriden als drüsige Gebilde aufzufassen. Die einzelnen Leuchtzellen repräsentieren einzellige Drüsen ohne Ausführungsgang und das von ihnen produzierte Sekret wird unter Zutritt von Sauerstoff intracellular verbrannt. Für diese Auffassung spricht einerseits der histologische Charakter der Leuchtzellen, das Vorhandensein zahlreicher Körnchen im Plasma, andrerseits die Tracheenverteilung, die es ermöglicht, den Sauerstoff in hinreichender Menge und in möglichst feiner Verteilung den Zellen zuzuführen. Die Oxydation des Leuchtstoffes und somit das Leuchten wird dadurch herbeigeführt, daß der Sauerstoff durch feine protoplasmatische, unverdickte Membranen, nämlich durch Fortsätze (Lampyriden) und Kapillaren (Elateriden) auf diffussionellem Wege an die Zelle abgegeben wird. Welcher Natur die Granula sind, ob sie, wie von Chemikern behauptet wird, Aldehyde, primäre Alkohole oder organische Fettsäuren sind, darüber sind die Akten noch nicht geschlossen. Auch ist die Frage noch ungeklärt, ob die Körnchen den Leuchtstoff selbst repräsentieren, oder ob sie End-

produkte des Leuchtprozesses darstellen. Soviel ist aber sicher, daß der Leuchtprozeß mit einer Oxydation am besten erklärt werden kann, um so mehr, als das Tracheensystem durch äußerst reiche Versorgung und durch Ausbildung besonderer, die Diffusion befördernder Endorgane auch anatomisch auf diese Erklärung hinweist.

Zusammenfassung.

1. *Lampyriden.*

Die Leuchtorgane der tropischen Lampyriden zeigen eine strenge Regelmäßigkeit in der Anordnung ihrer Elemente.

Dorsalschicht und Ventralschicht sind von einander unabhängige selbständige Gewebe. Es lassen sich vier Kategorien von Tracheen unterscheiden:

a) die Haupttrachee des Segments,
b) kleinere ihr entspringende Tracheen, die die Dorsalschicht durchsetzen,
c) eine große Schar paralleler, senkrecht durch die Ventralschicht nach der Chitindecke verlaufender Tracheen (Dorsoventraltracheen),
d) kurze, den Dorsoventraltracheen entspringende Tracheenästchen, die je eine Endzelle versorgen (zuführende Tracheen).

Die zuführenden Tracheen münden in polar differenzierte, in vier Fortsätze ausgezogene Endzellen. Die Fortsätze der Endzelle stehen nicht in direkter Verbindung mit der Trachee. Sie verlaufen intercellular, sind hohl und anastomosieren nicht.

Die Dorsalschicht besitzt anders gestaltete, flächenhaft ausgebildete Tracheenendzellen, die in zwei bis drei Fortsätze ausgezogen sind.

Jede Dorsoventraltrachee erhält einen Nervenast.

Es findet eine Innervation der Endzelle statt.

2. *Pyrophorus noctiluca.*

Die Gestalt des Bauchleuchtorgans ist fixiert.

Leuchtzellenschicht und nichtleuchtende Schicht sind histologisch verschieden.

Eine Einwanderung neuer Gewebselemente in die Leuchtorgane ist anatomisch unmöglich.

Jede Trachee endet in einer Reihe feiner Kapillaren, die als direkte Fortsätze der Tracheen anzusehen sind.

Besondere Tracheenendzellen konnten nicht nachgewiesen werden.

Spezifische Muskeln der Leuchtorgane sind nicht vorhanden.

Leipzig, im Mai 1914.

Literaturverzeichnis.

Ein ausführliches Literaturverzeichnis findet sich im Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausgegeben von Hans Winterstein im III. Band: »Die Produktion von Licht«. Es sollen hier nur die Arbeiten angeführt werden, welche seither erschienen und die dort nicht aufgeführt sind. Die in der Arbeit nicht namentlich angeführten Arbeiten sind mit * versehen.

W. W. Coblentz, Notiz über eine von der Feuerfliege herrührende Substanz. Phys. Ztschr. Vol. X. 1909.

— The light of the Fire-fly. Electric world. Vol. LIV. 1909/10.

— The Colour of the light emitted by Lampyridae. Canad. Entomol. Vol. XLIII. 1911.

— The light of the Firefly. Elektric world. Vol. LVI. 1911.

*Alois Czepa, Organismenleuchten und Zweckmäßigkeit. Naturw. Wochenschr. N. F. XI. Bd. XXXIX. 1912.

Raphael Dubois, Sur la phosphorescence chez les Insects lumineux. Compt. rend. Acad. Science Paris. T. CLIII. 1911.

*R. Elmhirst, Some observations on the Glowworm (Lamp. noctiluca). Zoologist Bd. XVI. No. 851. 1912.

*Sigmund Fuchs, Einige Versuche an den Leuchtorganen von Elater noctilucus. Centralbl. f. Physiol. 1891.

*De dos Hermanas, Sur les Cucujos de Cuba. Compt. rend. de Séance de l'Acad. 1873.

*Gregoria Höllrigl, Lebensgeschichte von Lamprorhiza splendidula mit besonderer Berücksichtigung der Leuchtorgane. Ber. nat.-med. Verh. Innsbruck. Jg. 31. 1908.

A. B. Howard, On the light organs on the fire-flies. Anal. Transvaal. Mus. Pretoria. Vol. III. 1910.

Herbert Ives, Further on fire-flies. Physical review. 31. 1910.

— Recent studies on the firefly. Elektric world. Vol. LVI. 1910.

— and Coblentz, The luminous of the firefly. Bull. of the Bureau of standards. Wash. Vol. VI. 1910.

Kastle and Dermott, Beobachtungen über die Erzeugung von Licht durch Feuerfliegen. Amer. Journal of Physiology. 27. 1910.

*Knauer, Neues über unsere Leuchtkäfer. Prometheus. 21. Jahrg. 1910.

*A. Kölliker, Über den Bau der Leuchtorgane der Männchen von Lampyris splendidula. Sitzungsber. d. niederrh. Gesellsch. f. Natur u. Heilkunde. 1864.

E. J. Lund, On the Structure, Physiology and Use of Photogenic organs, with special reference to the Lampyridae. Journ. of exper. Zool. XI. 1911.

F. Alex. McDermott, A note on the light-emission of some American Lampyridae. Canad. Entom. Vol. XLII. 1910.

— The light of the fire-fly. Elektric world. Vol. LVI. 1910.

— Some further observations on the light-emission of American Lampyridae. Canad. Entomol. Vol. XLIII. 1911.

McDermott u. Crane, A comparative study of the photogenic organs of certain American Lampyridae. Americ. Nature. Vol. XLV. 1911.
*Meissner, Zimmerzucht von Lampyris noctiluca. Monatsh. nat. Unterricht. Bd. I. 1908.
*Osten-Sacken, Baron, Die amerikanischen Leuchtkäfer. Stettiner entom. Zeitschr. Vol. XXII. 1861.
*Ph. Owsjannikow, Zur Kenntnis der Leuchtorgane von Lampyris noctiluca. Mem. de l'Acad. de St. Petersbourg. 8. Ser. Vol. IX. 1900.
*Louis Planet, De la larve et la nymphe du ver luisant commun (Lam. noctiluca). Naturaliste Paris. 30. 1908.
*— Notes à propos du Phosphaenus hemipterus. Ibid. 1909.
Seaman, The luminous organs of Insects. Proc. Am. Soc. Microscopists. 1891.
Singh and Manlike, Nature of light emitted by fireflies. Nature London. 88. 1911.
A. B. Townsend, The histology of the light organs of Photinus marginellus. Am. Nature. Vol. XXXVIII. 1904.
R. Vogel, Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von Lampyris noctiluca. Zool. Anz. Bd. XLI. 1913.
*Watasé, Biological lectures Wood's Hole 1895 u. 98.
*Franz Weitlaner, Etwas vom Johanniskäferlicht. Verh. d. Zool. bot. Gesell. Wien. Vd. LIX. 1909.
*— Weiteres vom Johanniskäferlicht und vom Organismenlicht überhaupt. Verh. d. zool. bot. Ges. Wien. Bd. LXI. 1911.

Erklärung der Abkürzungen, alphabetisch geordnet.

a, ampullenförmige Anschwellung der zuführenden Trachee.
α, Einwirkung der Osmiumsäure auf die benachbarten Zellen.
D, Dorsalschicht (nichtleuchtende Schicht);
do, Dorsalzellen;
E, Tracheenendzelle;
E', Tracheenendzelle der Dorsalschicht;
f, Fortsätze der Endzelle;
f', Fortsätze der Endzelle der Dorsalschicht;
ka, Kapillare;
kap, Kapillare von Pyrophorus;
kd, Kern der Dorsalzellen;
kE, Kern der Endzelle;
kE', Kerne der Endzelle der Dorsalschicht;
ke, Kerne der Leuchtzellen;
kn, Kerne in den Nerven;
L, Leuchtorgan;
l, Leuchtzellen;
lg, Tracheenlängsstämme;
lz, Leuchtzellenschicht;
mus, Muskelband;
N, Nervenstämme;
n', Nerven der Endzellen;
nl, nichtleuchtende Schicht;
q, Segmentquertrachee;
St, Stammtrachee;
T, Dorsoventraltrachee;
tr, zuführende Trachee;
V, Ventralschicht (Leuchtzellenschicht)
x, Schwärzung in der Endzelle;
y, kernartige Gebilde am Ursprung der Kapillaren.

Erklärung der Tafeln.

Erklärung der Abkürzungen:

D, Dorsalschicht;
E, Tracheenendzelle;
f, Fortsätze der Endzelle;
ka, Kapillare;
kE, Kern der Endzelle;
ke, Kern der Leuchtzelle;
L, Leuchtzellenschicht;
l, Leuchtzelle;
N, Nervenstämme;
St, Stammtrachee;
T, Dorsoventraltrachee;
tr, zuführende Trachee;
x, Schwärzung in der Endzelle.

Tafel VII.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch die Leuchtzellenschicht von *Photinus marginellatus* ♂. Osmium-Hämalaun. V. = 1680.

Fig. 2 a u. b. Rekonstruierte Tracheenendzellen aus der Leuchtzellenschicht von *Photinus marginellatus* ♂. Osmium-Hämalaun. V. = 2200.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch den Fettkörper von *Phot. marg. Z.* Osmium-Hämatoxylin-Heidenhain. V. = 640.

Tafel VIII.

Fig. 4. Querschnitt durch das Leuchtorgan von *Phot. marg.* ♂. Osmium-Hämatoxylin. E. 2. Zeiss.

Fig. 5. Horizontalschnitt durch die Leuchtzellenschicht von *Photinus marginellatus* ♂. Osmium-Hämalaun. E. 2. Zeiss.

Fig. 6. Querschnitt durch das Leuchtorgan von *Photinus marginellatus* ♂. Osmium-Hämalaun. Okular 1. Imm. $^1/_{12}$ Seibert.

Fig. 7. Nervenverzweigungen innerhalb der Dorsalschicht von *Luciola africana.* D. 2. Zeiss.

Die Mikrophotogramme 4, 5, 7 verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Georg Grimpe-Leipzig.

Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von Lampyris noctiluca.

Von

Privatdocent Dr. **R. Vogel.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit 35 Figuren im Text und Tafel IX—XII.

Inhaltsübersicht.

Einleitung.

Die hier veröffentlichten Untersuchungen an der Larve von *Lampyris noctiluca* wurden veranlaßt durch Untersuchungen andrer Natur, welche ich an der gleichen Art in Angriff genommen hatte.

Es war ursprünglich meine Absicht, nur sichere Kenntnis über die bislang nicht genügend aufgeklärte embryonale und postembryonale Entwicklung der Leuchtorgane von *Lampyris noctiluca* zu erlangen. Aber die Unvollständigkeit meines im Sommer 1912 gesammelten embryologischen Materials und manche Schwierigkeiten bei der mikroskopischen Untersuchung gestatteten eine schnelle Durchführung des zuerst aufgestellten Arbeitsprogrammes nicht. Da sich mir indessen bei der Aufzucht der Larven manche andre Fragen aufdrängten, welche einer Bearbeitung wert zu sein und welche schneller zum Ziele zu führen versprachen, so beschloß ich, diese zuerst zu erledigen, die mehr Zeit erfordernden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen der Leuchtorgane aber auf breiterer Basis, d. h. auch unter Berücksichtigung andrer Leuchtkäferarten nebenbei weiter zu führen.

Was mich besonders zu einer etwas eingehenderen anatomischen Untersuchung der *Lampyris*-Larven aufforderte, ist der eigentümliche Nahrungserwerb und die Nahrungsaufnahme dieser Tiere, für welche ein Verständnis nur aus der Kenntnis des Baues des Kopfes, insbesondere aber der Mundwerkzeuge und des Vorderdarmes gewonnen werden konnte.

Der treffliche englische Entomologe Newport hatte bereits 1858 in seiner »Natural-History of the Glooworm« festgestellt, daß die Larven von *Lampyris noctiluca* sich von Schnecken, besonders von *Helix*-Arten ernähren, und zwar stellte dieser Autor durch zahlreiche Versuche fest, daß sie ihre Beute durch giftige Bisse zunächst lähmen, bzw. töten, bevor sie sich an die Nahrungsaufnahme machen.

Die Quelle des Giftstoffes jedoch, sowie die Art und Weise, wie dieser etwa in die Mandibeln gelangen könnte, vermochte Newport nicht zu ermitteln, er hoffte zwar, daß es ihm möglich sein werde, durch eine eingehende anatomische Untersuchung hier Klarheit zu schaffen, indessen ereilte ihn der Tod, bevor er seine Absicht ausführen konnte. Es blieben die aus den Experimenten Newports sich ergebenden Fragen somit unaufgeklärt, ja es sind die Experimente selbst in fast völlige Vergessenheit geraten, wir finden von ihnen in den neuesten entomologischen und physiologischen Handbüchern wenigstens nichts von ihnen erwähnt.

Umsomehr beschloß ich, nachdem ich die Versuche Newports wiederholt und mich von der Richtigkeit der Ergebnisse Newports überzeugt hatte, die Untersuchung von der anatomischen Seite her in Angriff zu nehmen.

Ich erwartete dabei, spezifische Giftdrüsen zu finden, welche mit den Mandibeln in Verbindung ständen, nach Analogie der Giftdrüsen in den Spinnen-Cheliceren oder den Raubfüßen der Scolopendriden. Indessen Schnittserien bewiesen, daß mit den Mandibeln keine besonderen Drüsen verbunden sind, es zeigte sich ferner, daß auch in den Vorderdarm keine Drüsen münden, ja, daß, wie bei den meisten fleischfressenden Käfern (E. Candelier), so auch bei der *Lampyris*-Larve wohlentwickelte Speicheldrüsen fehlen.

Hingegen brachte die Anatomie nun folgendes positives Ergebnis, das ich an dieser Stelle schon vorwegnehmen will. Die Mandibeln besitzen auf ihrer dorsalen Seite einen geschlossenen Chitinkanal, welcher an ihrer Spitze nach außen mündet. Rückwärts steht der Kanal durch komplizierte Einrichtungen, deren Beschreibung später erfolgt, mit dem Pharynx und dadurch mit dem Darmtractus überhaupt in Verbindung. Schon aus diesem anatomischen Befund, ferner aber noch aus der Prüfung der Eigenschaften des von der Larve durch die Mandibeln entleerten Secretes ging hervor, daß es nur das Mitteldarmsecret sein kann, welches, beim Biß den Schnecken injiziert, die giftige (lähmende) Wirkung auf diese ausübt. Außer der Giftwirkung besitzt das Secret aber natürlich auch die primäre eiweißlösende Wirkung, durch welche das Schneckenfleisch in Lösung gebracht wird, so daß die verflüssigte Nahrung alsdann durch den zu einem hochdifferenzierten Saugapparat umgebildeten Pharynx aufgesogen werden kann.

Es herrschen also bei der *Lampyris*-Larve hinsichtlich der Nahrungsaufnahme in mancher Beziehung ähnliche Verhältnisse, wie sie von der *Dytiscus*-Larve schon länger bekannt sind. Auch die letztere besitzt mit Chitinkanälen versehene Mandibeln, durch welche Mitteldarmsecret in die Beute entleert wird. Dieses löst das Fleisch derselben derart, daß sich innerhalb der Chitinhaut eines Arthropoden schließlich nur gelöstes Eiweiß befindet, das von der Larve durch die Mandibularkanäle aufgesogen wird. Auch das Mitteldarmsecret der *Dytiscus*-Larve ist giftig, wenn schon diese Eigenschaft hier nur eine untergeordnete Rolle spielt, da die Larve ihre Beute auf rein mechanischem Wege zu überwältigen vermag. Im übrigen will ich hier nicht näher auf einen Vergleich zwischen der *Dytiscus*- und der *Lampyris*-Larve eingehen, das soll später geschehen.

Nachdem ich im Vorigen das Problem des Nahrungserwerbes und der Nahrungsaufnahme bei der *Lampyris*-Larve dargelegt und seine Lösung angedeutet habe, gehe ich nunmehr zur ausführlichen Darstellung meiner Befunde über.

Da es meine Hauptaufgabe war, durch anatomische Uuntersuchung der Mundteile und des Vorderdarmes, einen besseren Einblick in die Vorgänge beim Nahrungserwerb und bei der Nahrungsaufnahme zu erlangen, so wurden vor allem jene Organe ausführlicher untersucht. Indessen stellt sich ja leicht, nachdem man sich längere Zeit mit einem oder einigen Organen eines Tieres und auch mit seiner Lebensweise beschäftigt hat, das Verlangen nach Kenntnis der gesamten Organisation des Untersuchungsobjektes ein. Auch ich konnte diesem Verlangen nicht widerstehen und so habe ich, um das Ganze abzurunden, außer den oben genannten Organen die Morphologie des ganzen Körpers, ferner das Integument, den gröberen Bau des gesamten Darmsystems und Centralnervensystems mit in die Untersuchung hineingezogen. In Betreff des Tracheensystems habe ich mich auf einige Angaben über Lage und Bau der Stigmen und Beschreibung des Verlaufes und der Anastomosen der Haupttracheenstämme beschränkt. Vom Fettkörper, den Leuchtorganen, den Önocyten habe ich nur das Allgemeinste aufgeführt. Das Circulations- und Muskelsystem ließ ich fast gänzlich unberücksichtigt. Dagegen habe ich im Anfange der Arbeit noch das Wichtigste über den äußeren Entwicklungsgang von *Lampyris noctiluca*, über das zeitliche Auftreten der Geschlechtstiere, über die Dauer der Embryonalentwicklung und der Larven- und Puppenperiode zusammengestellt. In einem besonderen Kapitel habe ich schließlich noch die Vorgänge beim Nahrungserwerb und bei der Nahrungsaufnahme nebst einigen sich anschließenden Fragen zusammenhängend besprochen.

Da die Larve von *Lampyris noctiluca*, wenn man von den Leuchtorganen und einigem Andern absieht, anatomisch noch nicht bearbeitet wurde, so mußte die descriptive Anatomie in der vorliegenden Arbeit einen sehr breiten Raum einnehmen. Ich war aber stets und überall bestrebt, die an meinem Objekt gewonnenen Ergebnisse mit den entsprechenden Ergebnissen andrer Autoren an andren Insekten zu vergleichen und so das neu Gewonnene dem bisherigen Bestand anzugliedern. Als literarische Grundlage für die Vergleichung diente mir vor allem Berleses Handbuch »Gli Insetti«, I, ferner die Handbücher von Packard, Kolbe und das neue Schrödersche Handbuch der Entomologie. Von spezielleren Werken, welche Käferanatomie be-

treffen und welche ich häufig zum Vergleich heranzog, erwähne ich vor allem die Dissertation von H. Rungius »Der Darmkanal der Imago und Larve von *Dytiscus marg.* L.« und die Schrift von A. G. Böving »Natural History of the Larvae of Donaciinae«.

Von besonderem Interesse war, zu erfahren, wie weit die für *Lampyris noctiluca* gefundenen Resultate für stammverwandte Larven, z. B. die von *Phausis splendidula*, ferner die der Gattung *Drilus* gelten. Da über diese Formen anatomische Untersuchungen — von vereinzelten Angaben der Autoren abgesehen —, nicht vorliegen, so war ich genötigt, dieselben selbst vorzunehmen, ich tat dies jedoch nur in bezug auf einige Organe, so die Mandibeln, die Maxillartasterdrüsen, den Muskelmagen und einige andre Organe, welche von größerem Interesse waren.

Lebensgeschichte von Lampyris noctiluca.

Kurze Zeit nachdem die Geschlechtstiere von *Lampyris noctiluca* die Puppenhüllen verlassen haben beginnt die Paarung. Die Haupt-Paarungszeit fällt in Mitteleuropa etwa in die Zeit vom 15. Juni bis 20. Juli. Vereinzelte intensiv leuchtende unbefruchtete Weibchen findet man noch bis Mitte August, diese gehen zugrunde, nachdem sie wochenlang vergebens auf Männchen gewartet haben. Ferner treten regelmäßig schon längere Zeit vor der Hauptpaarungszeit vereinzelte Geschlechtstiere auf. Ich fand intensiv leuchtende Weibchen bereits am 19. Mai und Männchen zu etwa derselben Zeit. Zwischen diesen früh auftretenden Geschlechtstieren findet zweifellos schon Copulation statt, so daß die von ihnen abstammenden Larven zwei Monate älter sein können als die von den später auftretenden Geschlechtstieren.

Bald nach erfolgter Copulation beginnt die Eiablage, die in der Regel 2—3 Tage dauert. Die gelblichen Eier besitzen die Form eines fast kugeligen Ellipsoids, dessen große Achse etwa 1,2 mm, dessen kleine Achse etwa 1 mm mißt. Sie werden einzeln, in mehr oder weniger großen Abständen voneinander, an Moos, Würzelchen usw. abgelegt. Die Embryonalentwicklung dauerte in Tübingen im sehr heißen Sommer 1911 27—30 Tage, im Sommer 1912 36 Tage und im sehr kühlen Sommer 1913 sogar 47 Tage. In Ländern mit sehr kühlen Sommern dauert sie regelmäßig sehr lange, so berichtet Newport für England, daß die Embryonalentwicklung bei seiner Zucht 45 Tage dauerte, in kälteren Sommern soll sie noch 10—12 Tage länger dauern. Das wären also vier Wochen mehr als die von mir im Sommer 1911 in Tübingen festgestellte Zeit. Ähnliche Angaben über die Dauer der Embryonalentwicklung wie die hier mitgeteilten macht R. Dubois (Frankreich).

Die ausschlüpfenden Larven besitzen ausgestreckt eine Länge von etwa 4 mm, sie sind zunächst nur schwach pigmentiert, nur einige härtere Skeletteile. z. B. die Mandibeln, der Epipharynx, die Krallen usw. sind schon braun. Nach wenigen Stunden erlangt aber die gesamte Körperoberfläche ihre definitive Pigmentierung. Wie in der Pigmentierung, so stimmen die jungen Larven auch im äußeren Bau mit den älteren Larven durchaus überein, insbesondere mag noch hervorgehoben werden, daß die Mandibelkanäle, der Epipharynx, die Maxillartasterdrüsen schon in vollkommener Ausbildung vorliegen. Auch die Leuchtorgane der ausschlüpfenden Larven besitzen schon ihren definitiven Bau und leuchten, sie leuchten sogar schon einige Tage, bevor die Larve ausschlüpft, wovon ich mich an aus der Eihülle herauspräparierten Embryonen überzeugte.

Unter mehreren Häutungen — nach R. Dubois sind es deren fünf (einschließlich der den Puppenzustand herbeiführenden Häutungen) — wächst die Larve heran. Bei den Häutungen wird die sehr feste Kopfkapsel selbst nicht gesprengt, wohl deshalb, weil sie statt der sonst vorkommenden Nähte, welche bei den Häutungen platzen, Verwachsungsleisten besitzt (vgl. Kapitel 8: Kopf); es tritt vielmehr ein langer medianer Riß auf der Dorsalseite des zarthäutigen Halsteiles auf, welcher sich auf das zarte Chitin längs der Ränder des Prothorax und bisweilen noch auf den vorderen Teil des Mesothorax fortsetzt.

Wie bei allen Insekten ist auch bei unsrer Art die Larvenperiode die Zeit des Wachstums und der Anhäufung von Reservestoffen im Innern des Tieres (Fettkörper), welche zum Aufbau der Imago verwendet werden. Unsre Larven sind außerordentlich gefräßige Tiere, sie ernähren sich in später ausführlicher zu beschreibender Weise von lebenden Landschnecken. Zweifellos sind sie an der Vertilgung der letzteren, besonders wohl der *Helix*-Arten, hervorragend beteiligt.

Mitte Oktober etwa begeben sich die Larven in den Winterschlaf, sie verkriechen sich unter die Erde zwischen Moos und Steine und liegen dort mit ventralwärts stark eingekrümmten Abdomen meist bewegungslos da. Nur bei wärmerem Wetter kriechen sie bisweilen ein wenig umher. Anfang November setzte ich ihnen Schnecken vor, die sie aber gänzlich unberührt ließen. Daß die Tiere sich unter andern klimatischen Bedingungen aber anders verhalten, scheint aus Newports Beobachtung hervorzugehen, welcher bei seinen gefangenen Tieren noch Ende November und vereinzelt noch später Nahrungsaufnahme feststellen konnte.

Übrigens leuchten die Larven während der ganzen Überwinterungs-

periode, doch sinkt die Intensität des Lichtes bei sehr niedriger Temperatur.

Gegen Ende Februar findet man in milden Nächten bei bedecktem Himmel die ersten leuchtenden Larven wieder an der Oberfläche im Freien. Sie zeigen anfangs noch wenig Freßlust, am 10. März aber konnte ich mehrere Larven gierig auf Schnecken Jagd machen und Nahrung aufnehmen sehen. Die Larven setzen dann ihren Nahrungserwerb bis einige Tage vor der Verpuppung fort. In den letzten Tagen vor der Verpuppung befinden sie sich in Puppenstarre, schließlich wird die letzte Larvenhülle abgeworfen und es kommt die Puppe zum Vorschein. Die Form der flügellosen weiblichen Puppe wurde von NEWPORT in großen Zügen schon richtig beschrieben, so daß ich hierauf nicht näher eingehe. Die Ruhe der männlichen Puppe dauert mindestens 11 Tage, die der weiblichen Puppe ist etwas kürzer, sie dauert etwa 8 Tage. Dieser Unterschied erklärt sich daraus, daß in und an der männlichen Puppe viel bedeutendere Umwandlungen vor sich gehen, als in der weiblichen Puppe. Bei dieser wird zwar der Imaginalkopf weiter gebildet, es differenzieren sich die Leuchtplatten des 6. und 7. Körpersegments auf dem Fettkörper[1] und es werden die Geschlechtsorgane und die Eier weiter entwickelt. Dagegen treten sonst in der Gesamtkörperform keine sehr bedeutenden Veränderungen gegenüber der Larve auf, insbesondere unterbleibt bekanntlich die Ausbildung der Flügel und hiermit teilweise wenigstens die mit dieser verbundene tiefgreifende Umgestaltung der Thorax- und der ersten Abdominalsegmente. In der männlichen Puppe erlangen die als »Flügelscheiden« zwar schon vorhandenen Flügeldecken und Hinterflügel ihre definitive Form, gleichzeitig erleiden die Thoraxsegmente, besonders die beiden flügeltragenden, starke äußere und innere (Bildung der Flügelmuskulatur) Umwandlungen. Auch die Veränderungen am Abdomen und am Kopf sind bei der männlichen Puppe bedeutender als bei der weiblichen. Am Kopfe des Männchens differenzieren sich die riesigen Facettenaugen, welche nach K. LEINEMANN die sechsfache Zahl (2400) der Ommatidien besitzen wie die Weibchen (400). Auf die Umgestaltungen am Abdomen will ich nicht näher eingehen, ich will nur bemerken, daß das gesamte Abdomen, hauptsächlich aber das erste und die letzten Segmente beim Männchen stark reduziert und umgebildet werden.

Nach dieser kurzen Übersicht über die Lebensgeschichte von

[1] Über die postembryonale Entwicklung der Leuchtplatten des ♀ vgl. man meinen Aufsatz im Zool. Anzeiger Bd. XXXIX. 1912.

Lampyris noctiluca komme ich noch einmal auf die Larven zu sprechen, und zwar auf die Dauer der Larvenperiode. Esfragt sich nämlich, ob die Larven nur einmal oder zweimal überwintern. Sicher ist zunächst, daß sie zweimal überwintern können. Rogerson, ein älterer Forscher, beobachtete, wie Newport angibt, bei manchen Larven eine Lebensdauer von über 19 Monaten, woraus eine zweimalige Überwinterung folgt; auch Newport bestätigt diese Beobachtung. Als Stütze der Annahme einer bei manchen Individuen stattfindenden zweimaligen Überwinterung kann noch folgende Beobachtung dienen. Man findet Mitte Juni und Anfangs Juli im Freien bereits Larven von 1—1,5 cm. Länge. Nach den obigen Angaben über die Dauer der Embryonalentwicklung und der Puppenperiode können diese Larven nicht von den Mitte Mai bereits auftretenden vereinzelten Geschlechtstieren stammen, anderseits sind sie zu klein, um noch im gleichen Jahre Imagines werden zu können. So muß man also für diese Larven eine zweimalige Überwinterung annehmen. Sehr wahrscheinlich sind es die zuletzt ausschlüpfenden Larven des Sommers, welche gegenüber den am frühsten ausschlüpfenden Larven um zwei Monate in der Entwicklung zurück sind, für welche eine zweimalige Überwinterung notwendig wird.

Geographische Verbreitung.

Der Vollständigkeit wegen will ich noch einige Angaben über die geographische Verbreitung unsrer Art beifügen, welche ich E. Olivier entnehme. *Lampyris noctiluca* gehört wie die andern mitteleuropäischen Leuchtkäferarten der als *Lampyrini* bezeichneten Untergruppe der Lampyriden an. Die *Lampyrini* bewohnen — von einigen wenigen Arten in den Vereinigten Staaten, deren eine, *Phausis splendidula*, wahrscheinlich aus Europa eingeführt ist, abgesehen — die palaearktische Region. *Lampyris noctiluca* ist die verbreitetste Art der ganzen Gruppe, sie findet sich in ganz Mittel- und Süd- und Osteuropa, in Algier, Marokko. Im Osten dringt sie bis Nordchina vor. Sie ist ferner neben der nordamerikanischen Art, *Photinus frigidus*, die Lampyride, welche am weitesten nach Norden vordringt, man findet sie im südlichen Skandinavien und Finnland bis zu einer gewissen Grenze in den sibirischen Tundren und im Amurgebiet.

Über die verticale Verbreitung konnte ich keine bestimmten Angaben erhalten, doch dürfte diese im wesentlichen von dem Vorhandensein von Landschnecken, vor allem *Helix*-Arten, abhängen, welche die Hauptnahrung der Larven ausmachen.

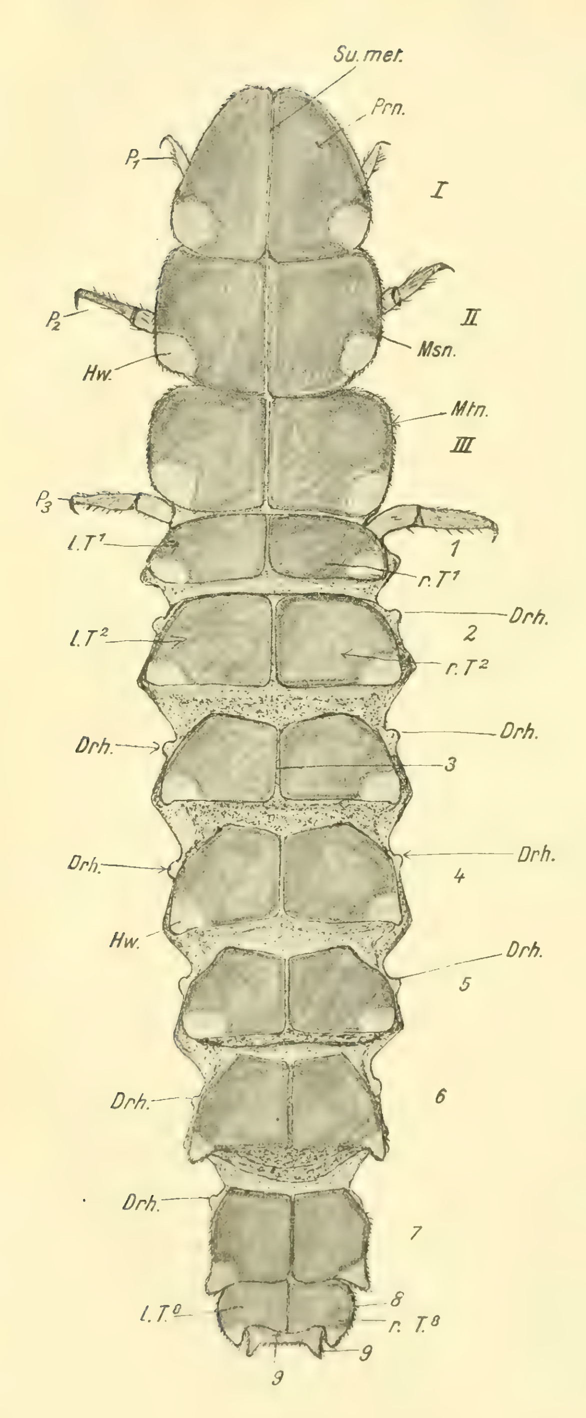
Die weite horizontale Verbreitung unsrer Art ist umso auffälliger, als ihre Weibchen bekanntlich gänzlich ungeflügelt sind, außerdem auch nur kurze Strecken umherkriechen und folglich aktiv zur Ausbreitung der Art nicht viel beitragen können. Dafür sorgen dann aber die ziemlich schnell kriechenden Larven, welche sich zum Zweck des Nahrungserwerbs relativ weit von ihrer Geburtsstätte entfernen können.

Äußere Morphologie.

Der später im Zusammenhang mit den Mundgliedmaßen ausführlicher zu besprechende Kopf unsrer Larve ist eine relativ, d. h. im Vergleich zu den Thoraxsegmenten, kleine, dunkel pigmentierte Kapsel, welche vermittelst eines langen, zarten, morphologisch, teilweise wenigstens noch zum Kopf zu rechnenden »Halses« mit dem vordersten Thoraxsegment verbunden ist (man vergleiche hierzu den Abschnitt »Prothorax«). Mit Hilfe des Halses und gewisser Muskeln kann die Kopfkapsel vollständig unter und in den großen schildförmigen Prothorax zurückgezogen werden, durch Blutdruck und mit Hilfe andrer Muskeln kann sie anderseits wieder weit vorgestreckt werden, wie bei Beschreibung des Halsteiles ausführlicher auseinandergesetzt ist.

Der R u m p f unsrer Larve ist langgestreckt, von der Rücken- oder Bauchseite betrachtet erscheint er in den vorderen zwei Dritteln annähernd gleich breit, nach dem Hinterende zu verschmälert er sich, zuerst unbedeutend, dann sehr stark; auch das Vorderende verschmälert sich nach vorn ganz wenig und rundet sich dabei nach vorn ab (s. Textfig. 1).

Querschnitte durch verschiedene Regionen des Rumpfes zeigen, wenn man von den beiden letzten umgestalteten Segmenten absieht, im wesentlichen überall dasselbe Bild: Man unterscheidet eine breite nach der Medianlinie zu schwach emporgewölbte, von den Rückenplatten gebildete Rückenfläche, die an den Seiten scharf ventromedianwärts umbiegt, ferner eine schmälere, ventralwärts stärker vorgewölbte Bauchfläche, und jederseits zwischen Rücken und Bauchfläche, von beiden durch zarthäutige, in den Körper eindringende Falten geschieden, die ein wenig nach außen vorgebuchteten Pleuren, welche bei genauer Betrachtung eine Sonderung in ventro-laterale und dorsolaterale Teile erkennen lassen. Die Größe des Querschnittes durch den Rumpf, speziell durch das Abdomen, verändert sich übrigens recht beträchtlich, je nach dem Füllungszustand des außerordentlich dehn-



baren Mitteldarmes. Während der Körper beim Hungertier ziemlich stark dorsoventral abgeplattet erscheint, erweitert er sich nach reichlicher Nahrungsaufnahme zufolge der Dehnbarkeit der zwischen Bauch-, Pleuren- und Rückenplatten befindlichen zarten Verbindungshäute bedeutend und wird rundlicher.

Was die Größe, bzw. die Länge der Larve anbetrifft, so hängt diese natürlich vom Alter, von den Ernährungsbedingungen und von andern äußeren und inneren Faktoren ab. Frisch aus dem Ei geschlüpfte Larven messen im gestreckten Zustand 3,5—5 mm, vollständig ausgewachsene Larven sind gestreckt 2 —2,5 cm lang. Doch

Textfig. 1.

Dorsalansicht einer stark gestreckten Larve (bei nicht gestreckten Larven sind die Intersegmentalhäute nicht zu sehen). Etwa 13 × vergr. *I—III*, Pro-, Meso-, Metathorax; 1—9, die Abdominalsegmente, das 10. ist vollständig in das 9. eingezogen und daher nicht zu sehen. *Drh*, Drüsenhöcker; *Hw*, Hinterwinkel; *Msn*, Mesonotum; *Mtn*, Metanotum; *P* 1, 2, 3, die Beine; *Prn*, Pronotum; *Sut.met.*, Sutura metopica; *l.T.*, *r.T.*, linke u. rechte Tergite der Abdominalsegmente, die Indices 1, 2, usw. geben die Zahl der Abdominalsegmente an. 9. Tergit unpaar.

findet man bisweilen bedeutend längere Exemplare, ich fand einmal im Mai eine im hellen Sonnenschein umherkriechende Riesenlarve von 3,5 cm Länge.

Über die Gliederung des Rumpfes und die Größe und Zahl der Segmente wäre folgendes zu sagen. Die vordersten drei, als Pro-, Meso- und Metathorax unterschiedenen Segmente sind die bei weitem größten. Ihre Skeletteile werden uns weiter unten beschäftigen. Sie sind mit je einem Paar viergliedriger Beine versehen, bestehend aus der sehr ansehnlichen Coxa, dem Trochanter, dem Femur und dem Tibiotarsus, (s. Textfig. 6), welch letzterer am Ende eine einfache Kralle trägt.

Die Zahl der Abdominalsegmente beträgt zehn, im Embryo läßt sich noch ein mit dem 10. Segment später Verwachsung eingehendes 11. Segment nachweisen. Von den 10 Segmenten der ausgebildeten Larve sind in der Regel nur die ersten 9 von außen her zu erkennen, aber auch das 9. oft nur mit Mühe, da es mehr oder weniger tief in das 8. eingezogen ist. Das 10. steckt bei der ruhenden Larve vollkommen im 9.. Durch einen Druck vermittelst Daumen und Zeigefinger auf das Hinterleibsende lassen sich die beiden letzten Segmente leicht hervorstülpen. Normalerweise werden sie von der Larve beim Kriechen, bei der Reinigung und bei der Verankerung des Hinterendes an der Unterlage hervorgestreckt. Es geschieht dies unter den angegebenen Bedingungen deshalb, weil sich am 10. Segment ein kombinierter Haft-Reinigungsapparat befindet, der aus ausstülpbaren, mit feinsten Chitinhäkchen versehenen Schläuchen besteht. Soll dieser Apparat in Tätigkeit treten, so werden die Schläuche und gleichzeitig das ganze 9. und 10. Abdominalsegment durch Blutdruck weit aus dem Körper herausgestreckt.

Was die Größe der Abdominalsegmente anbetrifft, so sind das 2. und 3. Segment die größten (s. Textfig. 1 u. 6), das 1. ist etwas kürzer als diese. Vom 4. Segment an tritt eine allmähliche Größenabnahme nach dem Körperende zu ein. Sehr stark reduziert und von vereinfachtem Bau ist das 9., noch mehr das winzige ringförmige 10. Segment.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der Skeletteile der Rumpfsegmente über. Leider war es mir nicht möglich, die Rumpfmuskulatur einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen, so wünschenswert dies zur Beurteilung der Skeletteile gewesen wäre. Eine derartige Untersuchung hätte mich aber zu weit über die Grenzen, welche ich mir stecken mußte, hinausgeführt.

Während die ventralen und seitlichen Skeletteile des Thorax und Abdomens manche Verschiedenheiten gegeneinander aufweisen, welche

vor allem auf das Vorhandensein oder Fehlen von Extremitäten zurückzuführen sind, stimmen die Skeletteile des Rückens, die Terga, in beiden Abschnitten im wesentlichen überein, sie sollen daher zuerst gemeinschaftlich besprochen werden.

Die Terga der drei Thoraxsegmente und der ersten acht Abdominalsegmente erscheinen von der Dorsalseite betrachtet (s. Textfig. 1), als dunkel pigmentierte paarige Platten[1], welche nach der Medianlinie flach konvergieren, aber durch eine schmale, helle Naht (die Sutura metopica) voneinander getrennt bleiben. Bei den meisten Insekten stellen die Terga bekanntlich unpaare Skeletstücke vor, ihre Paarigkeit in unserem Falle wird dadurch bedingt, daß, nachdem die dorso-mediane Verwachsung der Tergitanlagen beim Embryo eingetreten ist, eine stärkere Chitinisierung in der Verwachsungslinie unterblieb.

Gegenüber allen übrigen Tergen sind die des 9. und 10. Abdominalsegmentes unpaar.

Die Größenverhältnisse und die Form der Terga der einzelnen Segmente ist aus der Textfig. 1 ersichtlich. Die Terga der vordersten Segmente sind die breitesten, nach dem Hinterende zu nehmen sie kontinuierlich an Breite ab, dagegen werden sie aber gleichzeitig verhältnismäßig länger bis zum 7. Abdominalsegment einschließlich. Die drei letzten Terga nehmen von vorn nach hinten zu immer an Höhe und Breite ab, sodaß das des letzten Segmentes nur als ein schmaler, querer bräunlicher Streifen erscheint.

Was die Pigmentierung der Terga anbetrifft, so sind sie bräunlich bis schwärzlich, nur an den Hinterwinkeln der Thorax- und der Abdominaltergite 1—8 befindet sich konstant ein heller blaßrötlicher Bezirk (s. Textfig. 1, *Hw.*). Derselbe wird bedingt durch den von Natur blaßrötlichen Fettkörper, welcher an jener Stelle durch die pigmentlose oder nur schwach pigmentierte Cuticula hindurchschimmert, wie denn auch die blaßrötliche Färbung an den Verbindungshäuten der Segmente und an andern Stellen auf die gleiche Ursache zurückzuführen ist.

An ihrem lateralen Rande biegen die Rückenplatten (Terga), eine scharfe Kante bildend, medio-ventralwärts um. Der dorso-laterale und der umgebogene ventrale Teil der Terga bilden auf diese Weise eine Hautduplikatur, welche hauptsächlich von Fettgewebe ausgefüllt wird.

[1]) Eine Sonderung der Terga in hintereinander gelegene Acro- Pro- Meso- und Metatergiten usw., wie sie bei den meisten Insekten vorzukommen scheint, ist bei unserer Form nicht deutlich zu erkennen, vielleicht liegt bei dieser Verschmelzung jener Skeletstücke vor. Ich wende daher die allgemeinere Bezeichnung Tergum = Rückenplatte an.

Bei unsrer Larve sind diese Duplikaturen verhältnismäßig schmal, bei anderen *Lampyris*-Larven, z. B. auch bei denen der einheimischen Art *Phausis splendidula* sind sie breit blattförmig und von zahlreichen Tracheen durchzogen. Allgemein findet sich eine solche ansehnliche tergale Hautduplikatur wohl bei allen oder wenigstens den meisten Larven und Geschlechtstieren der Lampyriden am Prothorax, welcher dadurch die für unsere Gruppe charakteristische Form eines flachen breiten Schildes annimmt. Über die Struktur der ventral umgebogenen Teile der Terga wäre noch nachzutragen, daß dieselben im allgemeinen aus zarterem Chitin bestehen als der dorsale Teil, es findet sich jedoch auch hier eine dunklere festere längliche Platte vor (s. Textfig. 3).

Ringsum grenzen an die Terga zarte Gelenkhäute an, welche nur schwach pigmentiert sind und deshalb den darunter liegenden blaßrötlichen Fettkörper durchschimmern lassen.

Ich schließe hiermit die Besprechung der Terga ab und gehe nunmehr zur Besprechung der übrigen Skeletteile des Thorax und der Abdominalsegmente über.

Während die dorsalen Skeletteile, die Terga, am Thorax und Abdomen im wesentlichen übereinstimmen, zeigen sich bezüglich der ventralen und lateralen Skeletteile in beiden Regionen Verschiedenheiten, welche hauptsächlich auf das Vorhandensein von Beinen am Thorax, bzw. auf deren Rückbildung am Abdomen zurückzuführen sein dürften (bei der Imago werden die Unterschiede durch Ausbildung der Flügel noch modifiziert).

Wenn die Abdominalsegmente der Insekten einst, wie vergleichende Anatomie und die Otogonie wahrscheinlich machen, mit Beinen versehen waren, so darf man daraus wohl folgern, daß die Skeletteile des Abdomens mit Rückbildung der Extremitäten auch manche Rückbildung bzw. Umbildung erfahren haben und daß anderseits die Skeletteile der Thoraxsegmente, sofern an ihnen Beine entwickelt sind, einen ursprünglicheren Zustand darbieten, als die der Abdominalsegmente. Dieser Gesichtspunkt soll bei der nun folgenden Beschreibung der Skeletteile im Auge behalten werden.

Was die äußere Morphologie und die Skeletverhältnisse der einzelnen Thoraxsegmente zu einander anbetrifft, so ist zunächst zu bemerken, daß Meso- und Metathorax einander im Bau außerordentlich ähnlich sind, während der Prothorax etwas abweichende Verhältnisse darbietet. Die Ähnlichkeit zwischen Meso- und Metathorax spricht sich nicht nur in der Übereinstimmung der Form, Lage und Größe der einzelnen Skeletstücke aus, sondern auch darin, daß beide Segmente

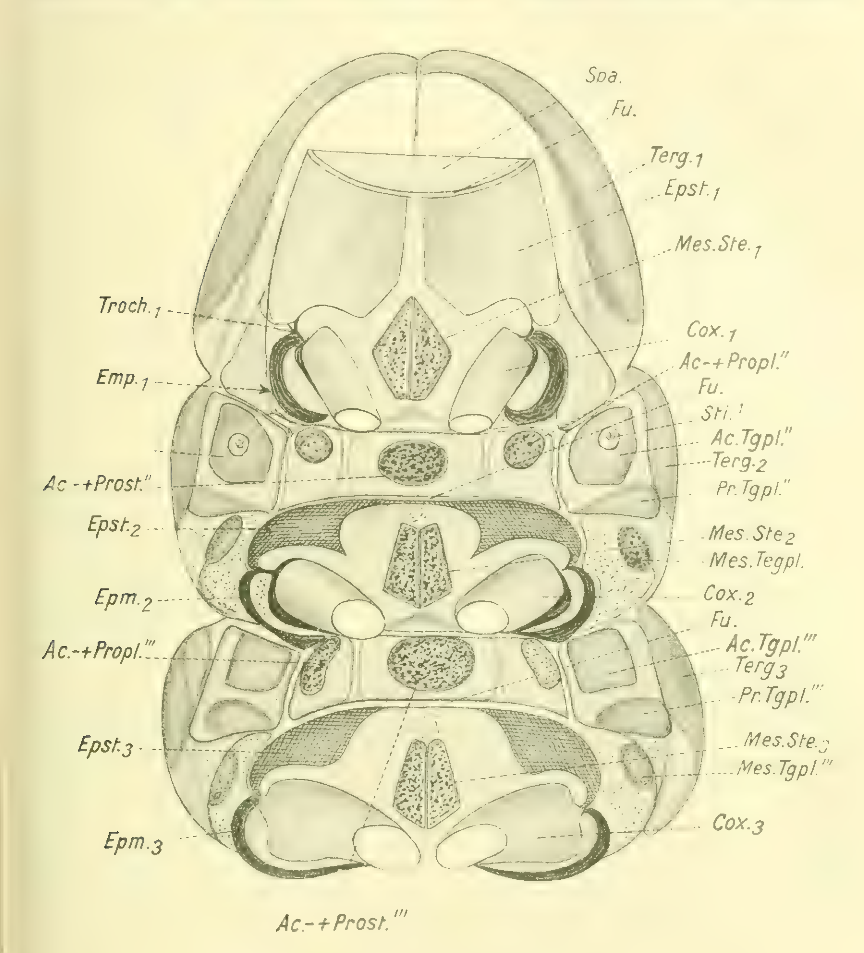
durch eine quere, halbringförmige Furche (*Fu* in Textfig. 2) auf der Ventralseite in zwei annähernd gleich große Abschnitte, einen vorderen und einen hinteren, zerlegt werden. Zu letzterem gehören die Beine, zu ersterem die Stigmen, welche freilich an unserer Larve nur am Mesothorax deutlich, am Metathorax dagegen fast vollständig zurückgebildet sind (bei der Larve von *Phausis splendidula* sind sie noch vollkommen deutlich).

Die eben erwähnte Sonderung des Meso- und Metathorax auf der Ventralseite in einen vorderen und hinteren Abschnitt kommt auch bei anderen Insekten vor, ja bei einer exotischen *Lampyris*-Larve stellte J. H. Kolbe fest, daß die Sonderung auch auf die Rückenseite übergreift. Diese und andre Erscheinungen hatten Kolbe veranlaßt, die Segmente der Insekten als den Doppelsegmenten der Diplopoden entsprechende Bildungen aufzufassen, eine Auffassung, die aber bei Berücksichtigung der innern Organe und der Entwicklungsgeschichte nicht aufrecht erhalten werden kann. Man hat die Segmente der Insekten als morphologische Einheiten aufzufassen, denen aber nach neueren Untersuchungen eine ursprüngliche Ringelung in vier Unterabschnitte zukommt (Berlese, Prell u. A.).

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der ventralen und lateralen Skeletstücke des Meso- und Metathorax über. Was die erstere anbetrifft, so finden sich zunächst in jedem der beiden Segmente zwei mäßig große hintereinandergelegene, ventrale Platten vor. Die vordere Platte liegt im vorderen Abschnitt der Segmente, sie ist von quer-elliptischem Umriß und schwach bräunlich pigmentiert (*Ac.* + *Prost.* s. Textfig. 2.) Sie entspricht wohl dem Acro- + Prosternit von Berlese. Die Platte ist ringsum von hellem zarten Chitin umgeben. Die hintere Platte (*Me. Ste* Textfig. 2) liegt im hinteren Abschnitt der Segmente zwischen den Gelenkgruben der Coxen. Sie ist ebenfalls bräunlich pigmentiert, im Umriß etwa fünfeckig und wie die vorigen Platten von zarterem Chitin umgeben. Sie entspricht den Mesosterniten der meisten neueren Autoren (Cramptons Furcasterniten). Ein ganz ähnlicher Mesosternit, wie der eben beschriebene, kommt auch dem Prothorax zu. Ein Metasternit ist in keinem der Thoraxsegmente deutlich entwickelt, doch findet sich im Pro- und Mesothorax eine Andeutung eines solchen vor.

Seitlich von den Sterniten, zwischen diesen und den Tergiten liegen die lateralen Skeletstücke (Pleurite), welche bei unsrer Form, ähnlich wie es H. Prell für Eosentomon gefunden hat, in zwei Längsreihen angeordnet sind, einer ventralen, welche die eigentliche Pleurite, auch Sternopleurite genannt, enthält, und einer dorsalen Längsreihe, deren Componenten

man als Tergopleurite, neuerdings (H. PRELL) auch Sympleuren bezeichnet. Sowohl die paarigen lateralen wie die vorhin besprochenen unpaaren



Textfig. 2.

Die drei Thoraxsegmente von der Ventralseite gesehen. Der Kopf ist samt dem vordersten Prothoraxabschnitt in den hinteren Prothoraxabschnitt zurückgezogen und daher von außen nicht zu sehen. Die Spitzen der Antennen und Mundwerkzeuge, welche in dem vom hinteren Prothoraxabschnitt gebildeten Spalt (*Spa*) zu sehen waren, wurden nicht gezeichnet. ZEISS Oc. 2, Tbl. 160[1]. a_2. Z.-App. *I, II, III*, Pro-, Meso-, Metathorax; der Index »1« gibt die Zugehörigkeit zum Pro-, »2« zum Meso-, »3« zum Metathorax an. *Ac. + Propl.*, Acro- + Propleurit; *Ac.Prost.*, Acro- + Prosternit; *Ac.Tgpl.*, Acro-Tergopleurit (= Stigmenplatten); *Cox*, die Coxen; *Epm*, Epimeren; *Epst*, Episternen; *Fu*, ventrale Querfurchen, welche die Thoraxsegmente in einen vorderen und hinteren Abschnitt zerlegen.; *Mes. Ste.*, Mesosternit; *Mes.Tgpl.*, Mesotergopleurit; *Pr.Tgpl.*, Protergopleurit; *Spa*, Spalte; *Sti*, Stigma; *Sti.Pl.*, Stigmenplatte; *Terg.*, Tergum; *Troch.*, Trochantinus.

---

[1] Alle Textfiguren, bei denen nichts Andres vermerkt ist, sind bei Tubuslänge 160 mm und in Höhe des Objekttisches mit dem ABBEschen Zeichenapparat gezeichnet.

ventralen Skeletstücke befinden sich auf Wülsten des Körpers. Hierdurch wird der ganze Rumpf (Thorax + Abdomen) nach Abrechnung der Tergite in fünf Längsreihen von Wülsten gesondert, nämlich in eine medio-ventrale Reihe, welche die Sternite enthält, und die beiden paarigen seitlichen Wülste mit den Sternopleuriten und Tergopleuriten.

Ich bespreche nunmehr zunächst die ventrale Pleurenkette. Die vordersten Stücke derselben liegen bei unsrer Larve seitlich von der als Acro- + Prosternit gedeuteten Platte. Es sind kleine rundliche (Mesothorax) oder längliche (Metathorax), bräunlich pigmentierte Skeletstücke, die wohl dem Acro- + Propleurit PRELLS entsprechen (s. Textfig. 2, *Ac. + Propl.*). Hinter dem Acro- + Propleurit und seitlich von den Mesosterniten liegen dann zwei paarige große Skeletstücke, ein vorderes und ein hinteres, welche die Coxengruben umgreifen und sich lateralwärts von letzteren vereinigen, um für die Coxen einen Gelenkzapfen, bzw. eine Gelenkleiste (Pleuraleiste) zu bilden.

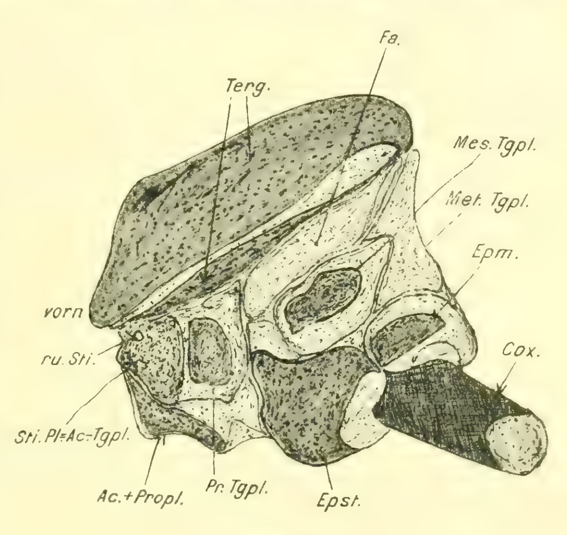
Die hinteren Stücke stellen die Epimeren (Textfig. 2, *Epm.*) vor, sie umgreifen die Coxengruben etwa halbringförmig von hinten, ähnlich wie es BERLESE in seiner Fig. 204 auch für die *Dytiscus*-Larve darstellt. Die Epimeren sind an jener Stelle, wo sie sich mit den Episternen vereinigen, aus festem, dunkel pigmentiertem, im übrigen aus zartem, hellerem Chitin gebildet.

Die die Coxengruben von vorn begrenzenden Stücke werden von den einzelnen Autoren verschieden benannt und beurteilt, ich bezeichne sie als Episterna (*Epst.* Textfig. 2 u. 3). Sie stellen bräunliche, besonders an ihrer lateralen Vereinigung mit den Epimeren stark chitinisierte Gebilde ungefähr von der Form eines Raubvogelschnabels vor. Von ihrer lateralen Vereinigung mit den Epimeren sind sie medianwärts und etwas nach vorn gekrümmt, durch eine schmale Chitinbrücke stehen die beiderseitigen Episternen vorn miteinander in Verbindung. In manchen Fällen, z. B. bei einheimischen *Cantharis*-Larven stehen die Episterna in unmittelbarem Zusammenhang mit den Mesosterniten, sie bilden gewissermaßen nur deren laterale Fortsetzung; es ist hier wohl eine sekundäre Verschweißung beider Elemente eingetreten, doch müßte die Entwicklungsgeschichte noch über diesen Punkt befragt werden.

Die Episternen und Epimeren des Meso- und Metathorax sind bei der Larve wesentlich anders gestaltet als bei den Imagines, sie sind bei jener fast gänzlich ventral gelegen, während sie bei den Geschlechtstieren vollkommen seitlich liegen. Es hängt dies zweifellos mit der Umgestaltung des Thorax infolge der Ausbildung der Flügel zusammen.

Hinter den Epimeren läßt sich kein sternopleurales Skeletstück mehr nachweisen.

Die dorsale Pleurenreihe, die Tergopleurite bzw. Sympleuren (Prell), zeigt von vorn nach hinten folgende Skeletbildungen. Lateralwärts von dem als Acro- + Propleurit gedeuteten Stück, von diesem durch eine Furche gesondert, befindet sich ein großer, im Umriß etwa trapezförmiger Wulst, auf dem man zwei hintereinandergelegene, durch dunkle Pigmentierung ausgezeichnete Skeletplatten erkennt, eine größere vordere und eine kleinere hintere. Die vordere Platte entspricht wahrscheinlich dem Acro-Tergopleurit, (*Ac. Tgpl.* Textfig. 2 u. 3), sie trägt bei den *Lampyris*-Larven die Stigmen und ich möchte sie deswegen auch Stigmenplatte nennen. Eine solche findet sich außer am Meso- und Metathorax auch an den Abdominalsegmenten 1—8. Die Stigmen (*Sti.* Textfig. 2) selbst stehen nahe der Mitte der Platten auf einem besonderen hellen scheibenförmigen Bezirk, der ringsum von dunklerem Chitin umgeben ist. Bei der Larve von *Lampyris noctiluca* ist das Stigma und die helle Scheibe, auf dem es steht, am Metathorax fast vollständig rückgebildet. Bei verwandten *Lampyris*-Larven dagegen wie z. B. bei den Larven unsrer einheimischen *Phausis splendidula* (früher *Lampyris splendidula*) sind diese Teile wohl erhalten und in Funktion.



Textfig. 3.

Methathorax einer erwachsenen *Lampyris*-Larve in seitlicher Ansicht. Zeiss Oc. 2. Obj. A*. *Fa*, Falte, welche der Lage nach den Flügeln entspricht. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2.

Das auf die Stigmenplatte folgende kleinere Skeletstück, welches auf demselben Wulst wie jene liegt, dürfte dem Pro-Tergopleurit (Pro-Sympleurit Prells) entsprechen. Seine Form und Lage ist aus Textfig. 2 und 3 ersichtlich (*Pr. Tgpl.*).

Hinter dem eben besprochenen, Protergopleurit benannten Skeletstück folgt dann das dritte der Reihe, der Meso-Tergopleurit. Es

liegt dorso-lateral von Episternum + Epimeron (s. Textfig. 2. *Mes. Tgpl.*) und stellt ein braunpigmentiertes längliches Stück vor, welches auf der Mitte eines größeren länglichen, durch Furchen abgegrenzten Wulstes liegt. Hinter dem Meso-Tergopleurit ist noch eine zarthäutige, faltige Erhebung vorhanden, auf welcher aber ein fester Skeletteil nicht zu erkennen ist. möglicherweise entspricht die Bildung einem Meta-Tergopleurit.

Schließlich befindet sich zwischen den beiden zuletzt besprochenen Tergopleuriten und dem zugehörigen ventral umgebogenen Teil der Rückenplatten noch eine sehr zarthäutige, längliche faltige Erhebung (*Fa.* Textfig. 3.) Sie reicht rückwärts bis zur hinteren Segmentgrenze, vorn grenzt sie hauptsächlich an den Wulst, der die Stigmenplatte und den Protergopleurit trägt, ein ganz schmaler Zipfel der Falte verläuft aber noch weiter, dorsal von Pro-Tergopleurit und Stigmenplatte, bis zur vorderen Segmentgrenze, so daß die Falte also so lang wie das ganze Segment ist, nur ist sie hinten bedeutend höher als vorn. Am Meso- und Metathorax ist die Falte außerordentlich deutlich, am Prothorax und den Abdominalsegmenten dagegen schwach entwickelt. Ihrer Lage nach würde sie den Flügeln des ♂ (die ♀ sind flügellos) entsprechen.

Berlese bildet in seiner Fig. 205 (in Gli Insetti. I) bei einer *Calosoma*-Larve an den Thoraxsegmenten Skeletstücke ab, welche der besprochenen Falte der *Lampyris*-Larve zu entsprechen scheinen, und er bezeichnet sie in der Figurenerklärung geradezu als »scleriti rappresentanti gli omologhi delle ali«. Da ich leider nicht mehr untersuchen konnte, ob die Flügel-Imaginalscheiben unsrer Larve sich aus der in Rede stehenden Falte bilden, so muß ich mit meinem Urteil über die engeren Beziehungen derselben zum Flügel zurückhalten, halte solche aber für wahrscheinlich.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung des Prothorax über, dessen Gesamtbau und Skeletbildung in einigen Punkten von denen des Meso- und Metathorax abweichen.

Auch am Prothorax läßt sich, wie an den beiden andern Brustringen, ein vorderer und ein hinterer Abschnitt unterscheiden, welche beide durch eine deutliche Querfurche (*Fu.* Textfig. 3 u. 4) auf der Ventralseite gesondert sind, außerdem ist auch eine schwache Abgrenzungsfurche auf der Dorsalseite zu sehen, welche am Meso- und Metathorax, wie wir sahen, vollkommen fehlte.

Die Sonderung in zwei Abschnitte liegt am Prothorax nun aber keineswegs so deutlich zutage wie an den beiden anderen Thoraxsegmenten, und dies rührt daher, daß der vordere Abschnitt den basalen Teil

des äußerst zarthäutigen sogenannten Halses der Larve bildet, welcher in den starren, stark chitinisierten hinteren Abschnitt (des Prothorax) eingestülpt werden kann und so dem Auge verborgen bleibt. In der Regel wird mit dem vorderen Abschnitt des Prothorax der ganze Hals samt dem Kopf (s. Textfig. 17*a* u. 30) in den hinteren Abschnitt des Prothorax zurückgezogen. Um eine vollständige Übersicht über beide Abschnitte des Prothorax zu erhalten, muß man den Kopf der in schwachem Alkohol getöteten Larve weit aus der Brust herausziehen. Man unterscheidet dann deutlich den zarthäutigen, kleineren vorderen Abschnitt des Prothorax (s. Textfig. 4), welcher vorn gegen den übrigen Hals durch eine schwache Furche abgegrenzt ist, von dem stark chitinisierten größeren hinteren Abschnitt. Der letztere besteht aus dem großen dorsalen Vorderbrustschilde, an dessen ventralwärts umgebogene Ränder sich der übrige Teil des Abschnittes anfügt. Wie Textfig. 2 zeigt, hat dieser vorn ungefähr die Form einer kurzen breiten Halbrinne, welche dorsal und vorn durch die umgebogenen Ränder des Schildes derart abgeschlossen wird, daß ein Spalt entsteht (*Spa*). An die Ränder des Spaltes schließt sich nun der vordere Abschnitt des Prothorax an.

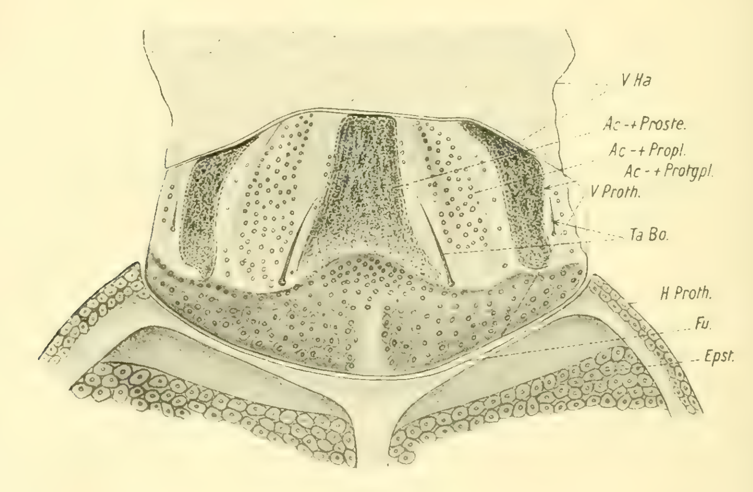
Was die Skeletteile des Prothorax, zunächst die seines hinteren Abschnittes, anbetrifft, so bestehen Übereinstimmungen mit den beiden andern Brustringen zunächst darin, daß sich auch am Prothorax zwischen den Coxen ein etwa fünfeckiger bräunlich pigmentierter Mesosternit (*Me.Ste.* Textfig. 2) vorfindet, ferner finden wir in ähnlicher Ausbildung wie an den beiden anderen Segmenten die Epimeren (*Epm*) und lateralwärts von diesen einen Wulst vor, der dem Mesotergopleurit entspricht, nur trägt dieser Wulst am Prothorax keine Skeletplatte.

Dagegen treten uns die Episterna des Prothorax nun in stark modifizierter Form entgegen. Sie erscheinen mehrfach größer als an den beiden anderen Brustringen und bilden zwei große, dunkel pigmentierte, in der ventralen Mittellinie nur durch eine schmale helle Naht getrennte, gekrümmte Platten (Textfig. 2, $Epst_1$), welche zusammen jene Halbrinne bilden, in welche der vordere Prothorax samt vorderem Halsabschnitt und Kopf zurückgezogen werden kann.

Bemerkenswert ist noch eine schmale aber stark chitinisierte braune, gekrümmte Spange (*Troch.* Textfig. 2), welche am Hinterrand der Episterna entspringt und mit den Epimeren zusammen die Gelenkleiste für die Vordercoxen bildet. Die Spange entspricht wohl dem Tro-

chantinus von BERLESE. Am Meso- und Metathorax ist solch eine isolierte Spange nicht zu erkennen, doch ist ihr Homologon hier wohl mit den Episternen verschmolzen.

Die Skeletteile des vorderen Abschnittes des Prothorax sind noch weit mehr modifiziert als die des hinteren Abschnittes, was bei seiner Umgestaltung zu einem zarten einstülpbaren Schlauch nicht anders zu erwarten ist. An Stelle fester Skeletplatten finden wir nur schwach bräunlich pigmentierte Streifen vor, diese aber in solcher Anordnung, daß ihre Deutung wohl keinen Zweifel zuläßt. Man findet nämlich auf der Ventralseite einen medianen Streifen vor, welcher der Lage nach dem



Textfig. 4.

Der ausstülpbare vordere Teil des Prothorax einer erwachsenen Larve in ausgestülptem Zustande von der Ventralseite gesehen. *Ac. + Proste.*, Acro- + Prosternit; *Ac. + Propl.*, Acro- + Propleurit; *Ac. + Protgpl.*, Acro- + Protergopleurit; *Epst.*, Episternum; *Fu.*, Furche zwischen den beiden Prothoraxabschnitten; *H.Proth.*, hinterer Abschnitt des Prothorax; *Ta.Bo*, Tastborsten; *V.Ha.*, vorderer Halsabschnitt, zum Kopf gehörig.; *V.Proth.*, vorderer, ausstülpbarer Teil des Prothorax. ZEISS Oc. 1. Obj. A. Z.-App.

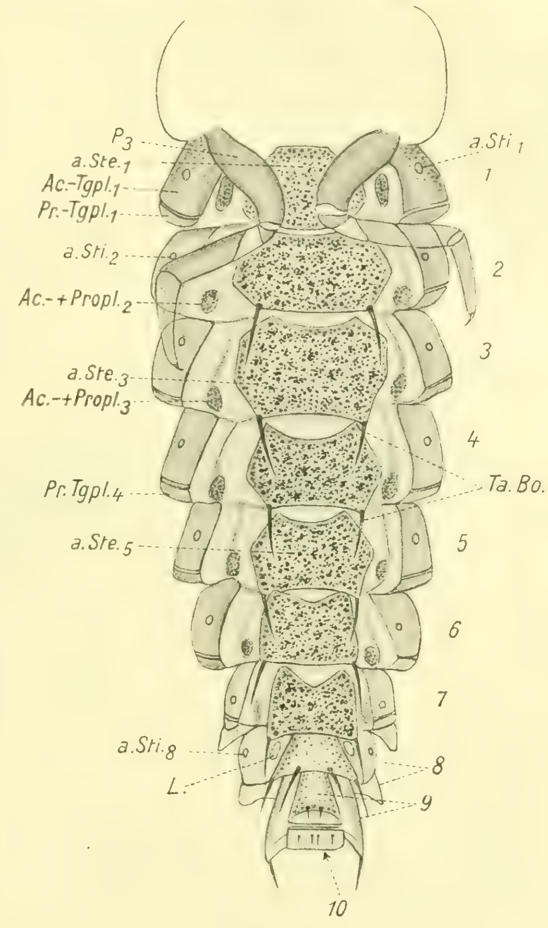
Acro- + Prosternit entspricht (s. Textfig. 4) und jederseits von diesem noch zwei, dem erstgenannten Stück parallele längliche Streifen. Von diesen gehören die beiden schwächer pigmentierten dem Acro- + Prosternit benachbarten Streifen zur Pleuren-, bzw. Sternopleurenkette, sie entsprechen den Acro- + Propleuriten. Die beiden mehr lateralwärts gelegenen und etwas dunkler pigmentierten Streifen dagegen wären zur Tergopleurenkette zu rechnen, sie entsprechen den Acro- + Protergopleuriten. Man sieht also, daß auch am vorderen Abschnitt des Prothorax, trotz dessen bedeutender Umgestaltung, das am

übrigen Thorax und — wie wir gleich sehen werden — auch am Abdomen zutage tretende Schema in der Anordnung des Skeletteils erhalten blieb.

Ergänzend sei noch hinzugefügt, daß der tergale Anteil des vorderen Prothorax ohne Andeutung von Skeletbildung ist, er ist ganz durchsichtig hell nur mit kleinen Wärzchen und Härchen versehen.

Vom **Abdomen** wären, nachdem die Terga bereits oben besprochen wurden, nunmehr noch die ventralen und lateralen Skeletstücke zu besprechen. Zu dem Zwecke muß ich erst einige allgemeinere Bemerkungen über die Skeletverhältnisse am Abdomen unsrer Larve vorausschicken.

Während bei den meisten Insekten an den Abdominalsegmenten eine einheitliche Rückenplatte (Tergum) und Bauchplatte (Sternum) vorhanden ist, welche durch eine zarte Verbindungshaut, die Pleuren, verbunden sind, liegen bei unsrer Larve und wohl allen Larven der Lampyriden zwischen Tergum und Sternum jederseits nebeneinander noch zwei Skeletelemente. Diese liegen wie die Sterna auf Wülsten, und so wird das ganze Abdomen äußerlich, nach Abrechnung der Terga, aus fünf Längsreihen von Wülsten zusammen-

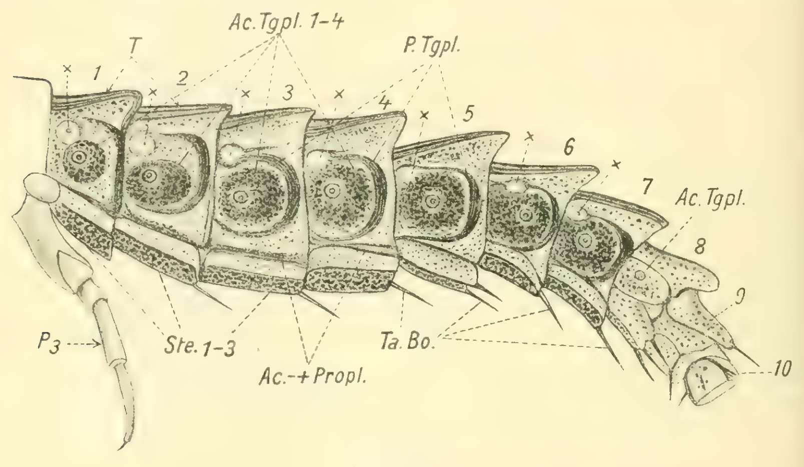


Textfig. 5.

Abdomen einer Larve von der Ventralseite gesehen. 1—10, die zehn Abdominalsegmente; *Ac.+Propl.*, Acro- + Propleurite; *Ac.Tgpl.*, Acro-Tergopleurite (an den Abdominalsegm. 1—8 mit Stigmen); *a.Ste.*, abdominale Sterna; *a.Sti.*, abdominale Stigmen; *L.*, Leuchtorgane; P_3, Beine des Metathorax; *Pr.Tgpl.*, Protergopleurite; *Ta.Bo.*, Tastborsten. Zeiss Oc. 1. Tbl. 155. Obj. a_2.

gesetzt, einer ventro-medianen mit den Sterniten, zwei schmalen ventrolateralen mit den Sternopleuriten und zwei breiteren, vollkommen lateralen mit den Tergopleuriten als Skeletstücken. Es entspricht diese Fünfteilung also vollkommen der des Thorax (s. Textfig. 5, S. 311).

Vergleicht man nun weiter die einzelnen ventralen und lateralen Skeletteile der Abdominalsegmente mit denen der Thoraxsegmente insbesondere mit denen des Meso- und Metathorax (der Prothorax zeigt, wie wir sahen, stark modifizierte Verhältnisse), so ergibt sich, wie mir scheint, mit Deutlichkeit, daß die Skeletstücke der Abdominalsegmente denen entsprechen, welche wir in dem vorderen Abschnitt



Textfig. 6.

Abdomen einer fast erwachsenen Larve in seitlicher Ansicht. 1—10, die Abdominalsegmente. *Ac. + Propl.*, Acro- + Propleurit (bei ventraler Ansicht deutlicher zu sehen). *Ac. Tgpl.*, Acro-Tergopleurite, tragen am 1.—8. Abdominalsegment Stigmen (Stigmenplatten); P_3, Bein des Metathorax; *P. Tgpl.*, Pro-Tergopleurite; *Ste.*, Sternite; *T.*, Tergite; *Ta. Bo.*, Tastborsten. Das Kreuzchen × gibt die Lage der abdominalen Drüsenhöckerchen an (1.—7. Segment). Zeiss Oc. 1. Tbl. 155. Obj. *A*.

des Meso- und Metathorax fanden, ganz besonders deutlich trifft dies für die Tergopleurite und die Sternopleurite zu. Der hintere, beintragende Abschnitt der Thoraxsegmente mit den Episternen, Epimeren usw. scheint dagegen an den Abdominalsegmenten mit Rückbildung der Beine gänzlich reduziert zu sein oder wenigstens soweit, daß von ihm keine deutlichen Spuren mehr vorhanden sind. Hand in Hand mit dieser Reduktion ist dann vielleicht eine Größenzunahme des persistierenden, ursprünglich vorderen Abschnittes der Abdominalsegmente einhergegangen, denn die ventralen und lateralen Skeletteile des letzteren sind erheblich größer als die entsprechenden am Thorax.

Um nun die Homologie der ventralen und lateralen Skeletteile der Abdominalsegmente mit den entsprechenden Teilen des vorderen Abschnittes des Meso- und Metathorax genauer darzutun, beginne ich mit den Tergopleuriten, welche die Übereinstimmung am deutlichsten zeigen.

Die Tergopleurite der Abdominalsegmente stehen auf einem, durch Furchen begrenzten Wulst, und zwar unterscheiden wir auf diesem eine vordere größere, braun pigmentierte, rundliche bis elliptische Platte (s. Textfig. 6 *Ac.Tgpl.*), und hinter dieser, am Hinterrande des Wulstes eine kleinere braune breite Platte (*P.Tgpl.*). Es ist evident, daß die vordere Platte dem Acro-Tergopleurit, die hintere dem Protergopleurit des zweiten und dritten Brustringes entspricht, welche auch auf einem gemeinsamen Wulst stehen. Es geht dies einmal aus der Lage des Wulstes und der Lagebeziehung der beiden auf diesem befindlichen Skeletplatten hervor, dann aber vor allem daraus, daß die Acro-Tergopleurite der ersten acht Abdominalsegmente die Stigmen tragen, gerade wie die Acro-Tergopleurite des Meso- und Metathorax (bei letzteren ist das Stigma, wie wir sahen, nur in Rudimenten vorhanden), welche ich aus diesem Grunde auch Stigmenplatten nannte.

Nahe der Mitte der Stigmenplatten befindet sich eine ringsum von braunem, festem Chitin umgebene helle, zarthäutige Scheibe, auf welcher die mit doppelter Eingangsöffnung versehenen Stigmen stehen.

Die Stigmenplatten des 8. Abdominalsegmentes sind im Gegensatz zu den vorhergehenden nur ganz schwach pigmentiert (s. Textfig. 5 u. 6), so daß sie das Licht der in diesem Segment liegenden Leuchtorgane durchscheinen lassen. Ihr Integument besitzt aber dieselbe Kämmerchenstruktur wie das der vorhergehenden Platten.

Am 9. und äußerst verkümmerten 10. Abdominalsegment sind die Acro-Tergopleurite nicht deutlich zu erkennen, wie denn an diesen Segmenten auch Stigmen fehlen.

Medianwärts von den Tergopleuriten folgen die Sternopleurite. Es sind dies kleinere, längliche, schwach-bräunlich pigmentierte Platten (s. Textfig. 5 *Ac.* + *Propl.*), welche auf länglichen, durch Furchen von den Tergopleuriten und Sterniten wohl abgegrenzten Wülsten liegen.

Die Sternopleurite der Abdominalsegmente entsprechen den als Acro- + Propleurit gedeuteten Stücken am Meso- und Metathorax, da sie, wie die letzteren, unmittelbar medianwärts von den Stigmenplatten liegen.

Als letzte Skeletstücke der Abdominalsegmente wären schließlich

die auf der Mitte der Bauchseite zwischen den Sternopleuriten gelegenen Sterna zu behandeln.

Diese stellen bei unsrer Form dunkelbraune, auf Wülsten gelegene Platten (s. Textfig. 5 *a. Ste.*) vor, deren Haut dieselbe Kämmerchenstruktur besitzt wie die übrigen Skeletstücke des Rumpfes. Die Platte des 8., die Leuchtorgane führenden Segments ist etwas heller als die übrigen, um das Licht der Leuchtorgane durchzulassen, sie besitzt aber die gleiche Struktur wie die anderen Sterna. Die Sterna nehmen nur den mittleren Teil des ventralen Teiles der einzelnen Segmente ein, seitlich, vorn und hinten schließt sich helles, zarthäutiges Chitin an sie an. Die Größe der Platten entspricht der der Segmente. Demnach sind die Platten des 2. und 3. Segmentes die größten, die Größe des 1. Segmentes ist etwas kleiner als die der beiden folgenden, und die Sterna des 4.—10. Abdominalsegmentes nehmen von vorn nach hinten kontinuierlich an Größe ab. Das Sternum des stark verkürzten letzten Abdominalsegmentes stellt schließlich nur noch einen schmalen, queren bräunlichen Streifen vor.

Die Form der Sterna ist aus Textfig. 5 ersichtlich, sie sind am 1.—5. Segment unregelmäßig sechseckig, am Vorderrand etwas eingebuchtet. Während sie an den vorderen Segmenten breiter als lang sind, sind sie vom 6. Segment an bei gleichzeitiger Veränderung ihrer Form so lang bzw. länger als breit, nur das Sternum des 10. Segmentes ist breiter als lang. Bezüglich der auf den Sternalplatten des 2.—10. Abdominalsegmentes stehenden Borsten sei auf das folgende Kapitel verwiesen.

Was die morphologischen Beziehungen der Sternalplatten zu den Sternalgebilden des Meso- und Metathorax anbetrifft, so müßten sie nach den früheren Darlegungen den im vorderen Abschnitt jener Segmente gelegenen Acro- + Prosterniten entsprechen.

Die Haut.

Die Haut (Hypodermis + Cuticula) des Kopfes zeigt nichts Besonderes. Es findet sich hier auf der parallel zur Oberfläche des Körpers verlaufenden Hypodermis entweder dickes, festes und dann meistens dunkel pigmentiertes Chitin vor oder, an den gelenkigen Stellen, zartes, helles, fast weißlich erscheinendes Chitin. Alle Gelenkhäute der Larve sind mit überaus zahlreichen, kleinen, schwach pigmentierten, zapfenförmigen Erhebungen bedeckt, welche von der Außenlage der Cuticula gebildet werden (s. Textfig. 7 u. 17 *b*), die Oberfläche der Cuticula erscheint hierdurch auf Querschnitten wellig gefaltet. In der

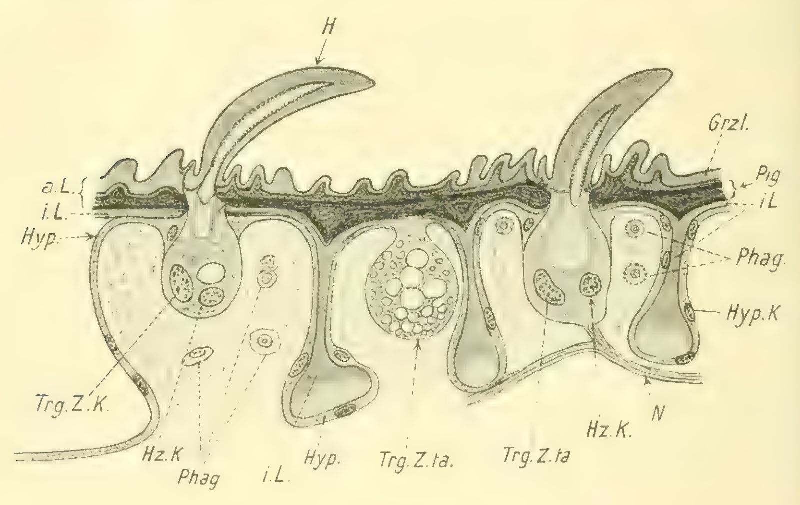
Regel sind diese Erhebungen an ihrer Oberfläche glatt, bisweilen aber sind sie mit Längsleisten versehen, so daß sie auf dem Querschnitt oder am Totalpräparat von der Fläche betrachtet sternförmig erscheinen. Ähnliche Cuticularbildungen, wie die hier angegebenen, wurden bei zahlreichen Insekten schon nachgewiesen (vgl. BERLESES Figur von der Cuticula einer *Vanessa*-Larve, S. 467). Meistens werden die in Rede stehenden Erhebungen bzw. Bildungen einfach als »Ornamente« bezeichnet, es dürfte ihnen aber zweifellos eine physiologische Bedeutung zukommen. Ich vermute, daß sie eine größere und exaktere Biegsamkeit der Haut ermöglichen.

Während die Haut der festen Skeletteile des Kopfes nichts Besonderes zeigt, tut dies nun die Haut der festen Skeletteile des Rumpfes. Das haben bereits frühere Untersucher, z. B. v. WIELOWJEWSKI und R. DUBOIS bemerkt, ohne daß sie jedoch vollkommene Klarheit über die vorliegenden Verhältnisse erlangten. R. DUBOIS hat sogar den Bau der Haut unsrer Larve völlig mißverstanden und ist dadurch zu falschen Schlüssen über die histologische Natur und die Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane geführt worden. Die erste richtige wenngleich nicht erschöpfende Darstellung vom Bau der Haut unsrer Larve haben BERLESE (Gli insetti I, S. 466) und HOLLANDE ungefähr gleichzeitig, ich glaube, unabhängig voneinander gegeben. Den Ausführungen dieser beiden Forscher, welche aber nur den gröberen, nicht auch den feineren Bau der Haut behandeln, kann ich in der Hauptsache zustimmen. BERLESE muß ich widersprechen, wenn er meint, daß der bei den Larven sich vorfindende Bau der Haut auch bei den Geschlechtstieren vorkäme. Weder die Haut der Imagines noch die der Puppen von *Lampyris n.*, zeigt die Eigentümlichkeiten der Larvenhaut.

Die Haut der festen Skeletteile des Rumpfes verläuft bei der Larve nicht überall parallel zur Oberfläche des Körpers wie am Kopfe und an allen Gelenkhäuten, sondern sie bildet (s. Textfig. 7 u. 16) zahlreiche, unmittelbar aneinander grenzende und deswegen mit mehr oder weniger regelmäßig-polygonalen Seitenwandungen versehene Kämmerchen (s. Textfig. 7, 8 u. 16), an deren Boden in der Mitte eine Öffnung bleibt, durch welche das Lumen der Kämmerchen mit der großen Leibeshöhle des Körpers kommuniziert. Der Durchmesser der Kämmerchen beträgt von der Fläche gesehen, etwa 40—70 μ, ungefähr ebensoviel mißt die Höhe der Kämmerchen. Die Zahl der Kämmerchen an den einzelnen Skeletstücken ist sehr groß, sie beträgt auf dem Mesotergitplatten einer erwachsenen Larve beispielsweise allein gegen 2000, wobei die

Kämmerchen der ventral umgebogenen Tergitränder nicht mitgezählt sind.

Innen werden die Kämmerchen austapeziert von einer ganz flachen Lage von Hypodermiszellen (s. Textfig. 7, 10*b*, 11 *Hyp*), welche mit der Hypodermis benachbarter Kämmerchen oder angrenzender einfacher Hautstrecken in kontinuierlichem Zusammenhang stehen. Die meisten Hypodermiszellen sind derartig flach, daß sie von manchen Autoren, z. B. R. Dubois und v. Wielowjewski gar nicht als solche erkannt



Textfig. 7.

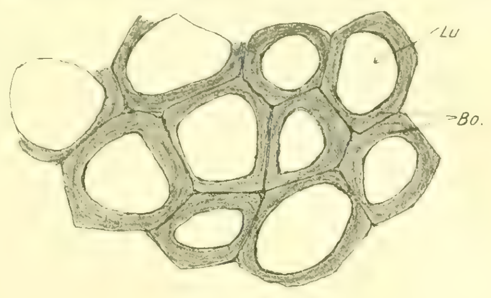
Senkrechter Durchschnitt durch ein Stück Haut mit Kämmerchenbildung. *a.L.*, Außenlage der Cuticula; *Grzl.*, Grenzlamelle; *Hyp.*, Hypodermis; *Hyp.K.*, Hypodermiskern; *Hz.K.*, Kern der Hüllzelle; *i.L.*, Innenlage der Cuticula; *N.*, Nerv; *Phag.*, Phagocyten; *Pig.S.*, Pigmentschicht; *Trg.Z.K.*, Kerne der Trichogenzellen; *Trg.Z.ta.*, Trichogenzellen tangential getroffen; Fix.: Subl.-Alc. Färb.: Eos.-Häm. Zeiss Oc. 1. H.- Imm. 1/12. Z.-App.

wurden. Nur an der Mitte des Daches der Kämmerchen findet man größere Zellen, welche zu später zu besprechenden Haaren gehören.

Entstanden ist die Kämmerchenstruktur, wie ohne weiteres einzusehen und wie die Entwicklungsgeschichte zeigt[1], durch Einsenkungen der Hypodermis, zwischen denen die cuticularen Seitenwandungen der Kämmerchen abgeschieden wurden. An den inneren Enden der vertical zur Oberfläche stehenden Hypodermiseinsenkungen legten sich seitliche Ausstülpungen an, welche den Boden der Kammern erzeugten, derart, daß in der Mitte eine Öffnung frei bleibt. Die Decke der Kämmer-

[1]) Die Kämmerchenbildung ist bei ganz jungen Larven eben erst angedeutet, sie erhält ihre typische Ausbildung erst nach der ersten Häutung.

chen ist meistens ganz wenig gewölbt. Auf der Mitte des Daches befindet sich stets ein in einer Alveole stehendes hohles Haar (s. Textfig. 9 *H*) und in dessen Umkreis steht immer eine Anzahl kleiner von der Außenlage der Cuticula gebildeter Zäpfchen (*Z*). Unmittelbar vor jedem Härchen steht konstant ein breiteres, etwa schuppenförmiges Zäpfchen (*Sch*), dessen freier dorsaler Rand bisweilen mit kleinen Spitzen versehen ist. Bevor ich auf den Bau der erwähnten Haare und des zu ihnen gehörenden Zellapparates näher eingehe, muß ich erst noch einiges über die Zusammensetzung der Cuticula sagen.



Textfig. 8.

Ein Stück der Cuticula mit Kämmerchenbildung von der Innenseite her betrachtet. Einstellung auf die Bodenwandungen (*Bo*) des Kämmerchen; *Lu*, Lumen des Kämmerchen. Die Epidermis ist mit Kalilauge wegmaceriert. ZEISS Oc. 1. Apochr. 4,0 mm. Apert. 0,95. Z.-App.

Im Bereich des Kämmerchenbaues zeigt die Cuticula eine deutliche Zusammensetzung aus zwei Hauptlagen, welche ich mit KAPZOV als Außen- und Innenlage unterscheide. Die erstere entspricht BERLESES »epidermide«, die letztere seiner »derma«.



Textfig. 9.

Ein Stück Cuticula mit Kämmerchenbildung von außen und oben gesehen. Auf der Mitte jedes Kämmerchens steht ein Haar (*H*), davor ein cuticulares Schüppchen (*Sch*), ringsherum kleine cuticulare Zäpfchen (*Z*). ZEISS Oc. 1. Apochr. 4,0 mm. Apert. 0,95. Z.-App.

Die Innenlage (s. Textfig. 7 u. 11 *i.L.*) bildet allein die Kämmerchen, und zwar können wir an diesen eine dicke bei einer erwachsenen Larve etwa 15 μ dicke Bodenwandung, dann die dünneren, nur etwa 2,5 μ dicken Seitenwandungen und endlich eine sehr dünne, im Maximum etwa 1 μ dicke, meist erheblich dünnere Dachwandung unterscheiden (s. Textfig. 7), auf welcher die Außenlage aufliegt. Die Dachwandung ist in ihrer Mitte von einem beutelförmigen Zellkomplex kreisförmig durchbrochen, welcher zu den auf den Kämmerchen stehenden Haaren gehört. Diese Durchbrechungen entsprechen den Haarporen der Auto-

ren (Berleses Tricopori). Der früher beschriebenen Entstehungsweise der Chitinkämmerchen gemäß sind die Boden- und Seitenwandungen der Kämmerchen als Duplikaturen nach Art von Chitinsehnen der Arthropoden aufzufassen, welche von und zwischen eingesenkten Hypodermisfalten gebildet wurden. Die Dachwandungen dagegen haben eine einfache Hypodermis als Grundlage. Die Zusammensetzung der Bodenwandungen aus zwei ursprünglichen Schichten ist häufig noch durch einen feinen mittleren Spaltraum zu erkennen, ferner durch verschiedenes Verhalten gegen Farbstoffe. Während sich die tiefer liegende Schicht bei Eosin-Hämatoxylin-Doppelfärbung im allgemeinen nur schwach färbt, immer aber das Hämatoxylin stärker aufnimmt als das Eosin, nimmt die höher gelegene Schicht nur das Eosin, und zwar stets sehr intensiv an. Auch die Seiten und Dachwandungen färben sich nur mit Eosin.

Eine besondere feinere Struktur konnte ich an den verschiedenen Teilen der Innenlage auf Schnitten nicht erkennen. An dünnen (2—5 μ) und dickeren Schnitten, nach Anwendung der verschiedensten Fixierungsflüssigkeiten, Färbungsmethoden und Einschlußmittel (Wasser, Glycerin, Harz) hatte ich von der Innenlage meistens den Eindruck eines homogenen Secretes (die stärkste Vergrößerung, die bei diesen Beobachtungen angewendet wurde, bestand aus dem Zeissschen Apochromat 4,0 mm Apert. 0,95 und Komp. Oc. 18).

Nach mehrtägiger Maceration in kalter rauchender Salzsäure, ferner an Häuten, auf welche die Exuvialflüssigkeit eingewirkt hatte, konnte ich bisweilen lamellöse Schichtung der Innenlage erkennen, besonders an Zerreißungsstellen. An andern Stellen schienen mir feine parallel zur Oberfläche gerichtete faserige Maschen vorhanden zu sein, welche schmale Hohlräume einschlossen. Es ist aber sehr wohl möglich, daß diese Strukturen erst durch die angegebenen macerierenden Flüssigkeiten erzeugt wurden, da ich, wie gesagt, auf Schnitten, welche mit macerierenden Flüssigkeiten nicht behandelt waren und welche keine Schrumpfungs- und Quellungserscheinungen zeigten, nichts von den vorhin erwähnten Strukturen wahrnehmen konnte. Ich will hiermit natürlich keineswegs eine bestimmte Struktur der Innenlage in Abrede stellen, nehme eine solche vielmehr a priori an, jedenfalls muß dieselbe aber außerordentlich fein sein.

Die Cuticula der Seitenwandungen der Kämmerchen sind oft gänzlich aus den zwei ursprünglichen, gegenüberliegenden Cuticularflächen verschmolzen, zum Teil befindet sich aber noch ein Spaltraum zwischen ihnen und in diesem zeigt die Cuticula immer einen deutlichen Waben-

bau. Die Waben gehen außen in die Waben der Pigmentschicht über, welche diese an der Grenze zweier Kämmerchen bildet. Vereinzelt zeigten die Seitenwandungen auf Schnitten eine feine Verticalstreifung, bedingt durch senkrecht zur Oberfläche stehende, die Grundsubstanz durchsetzende Poren.

Dem Teil der Innenlage der Cuticula, welcher die unterste Lage des Daches der Kämmerchen bildet, liegt die lückenlose Außenlage der Cuticula auf, welche auf Schnitten eine Zusammensetzung aus zwei, deutlich gegeneinander abgesetzten Schichten erkennen läßt. Diese sind aber gleichwohl fest miteinander verbunden und werden bei den Häutungen der Larve als zusammenhängendes Ganze abgeworfen.

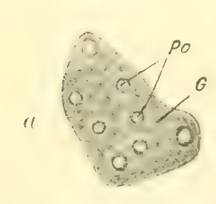
Die äußere Schicht der Außenlage, die ich mit andern Autoren als Grenzlamelle bezeichne, bildet ein etwa 1.5 bis 1.8 μ dickes Häutchen, welches durch Faltung die schon früher erwähnten zahlreichen, senkrecht zur Oberfläche stehenden Zäpfchen von etwa 10—12 μ Höhe und etwa 4—5 μ Durchmesser bildet, das ganze Häutchen erscheint dadurch auf senkrechten Schnitten wellig (s. Textfig. 7 und 11 *Grzl.*). Diese Zäpfchen finden sich nicht nur an den festen Skeletteilen des Rumpfes, wo Kämmerchenstruktur vorliegt, sondern auch, wie schon früher erwähnt, an allen zwischenliegenden biegsamen, gelenkigen Stellen, nur besitzen sie hier noch feine Längsleisten, welche an der Basis der Zäpfchen sternförmig in den ebenen Teil der Grenzlamelle ausstrahlen.

Innerhalb der Grenzlamelle konnte ich eine feinere Struktur mit Sicherheit nicht nachweisen. Bezüglich ihres färberischen Verhaltens ist bemerkenswert, daß sie sich mit Eosin rot, mit van Giesons Gemisch gelb färbt, nur die unmeßbar dünne, stark lichtbrechende, schwach bräunlich pigmentierte äußerste Membran (s. Textfig. 11 *Grzm.*), welche die Grenzlamelle nach außen abschließt, nimmt keinen Farbstoff auf, und ist chemisch wohl different von der übrigen Grenzlamelle.

Die innere Schicht der Außenlage erscheint bräunlich pigmentiert. Sie bedingt die dunkelbraune Färbung des Tieres an den meisten festen Skeletteilen des Rumpfes, indem ihr braunes Pigment durch die fast farblose Grenzlamelle hindurchschimmert. Nur an wenigen Stellen des Integuments, wo Kämmerchenstruktur vorliegt, fehlt das braune Pigment, so z. B. an den Hinterwinkeln der Tergite, an denen sich ein für unsre Larve sehr charakteristischer kleiner heller Fleck befindet. An diesen unpigmentierten Stellen zeigt die tiefere Schicht der Außenlage aber dieselbe Struktur wie an den pigmentierten, woraus folgt, daß das Pigment in ihr diffus in der Grundsubstanz verteilt ist.

Die Dicke der in Rede stehenden »Pigmentschicht« (= Porenschicht) der Außenlage beträgt bei einer erwachsenen Larve an den Stellen, wo sie parallel zur Oberfläche des Körpers verläuft, etwa 2.4 μ, so daß die ganze Außenlage etwa 3.9—4.2 μ dick sein würde.

Was die feinere Struktur der Pigmentschicht anbetrifft, so erscheint dieselbe an den Stellen, wo die Grenzlamelle parallel zur Körperoberfläche verläuft (also zwischen den kegelförmigen Zäpfchen) auf senkrecht durch die Haut geführten Schnitten aus braun pigmentierten, schmalen, etwa 2.4 μ hohen, senkrecht zur Oberfläche stehenden Stäbchen zusammengesetzt, zwischen denen hellere Streifen liegen (s. Textfig. 10*b* u. 11 *Po.S*). Wegen dieser scheinbaren Stäbchenbildung haben manche Autoren derartige Schichten »Stäbchenschicht« genannt. Doch zeigen dünne Flachschnitte durch die Haut oder von der Fläche betrachtete kleine isolierte Stückchen der »Stäbchenschicht« aufs deutlichste, daß von Stäbchen in Wirklichkeit nichts vorhanden ist. Man sieht dann viemehr, daß eine pigmentierte Grundsubstanz (Textfig. 10*b* *G*) von zahllosen feinsten, im Querschnitt kreisförmigen, senkrecht zur Oberfläche stehenden hellen Poren durchsetzt ist (Textfig. 10*b* *Po*). Die »Stäbchen« werden also auf Querschnitten der Haut nur durch das Vorhandensein der Poren vorgetäuscht, ähnlich wie man an einem optischen Querschnitt durch eine Globigerinenschale zwischen den Poren solide Cylinderchen zu sehen glaubt. Die Poren stehen sehr dicht, ihr Durchmesser ist sehr klein, ich schätze ihn auf weniger als $^1/_2$ μ.



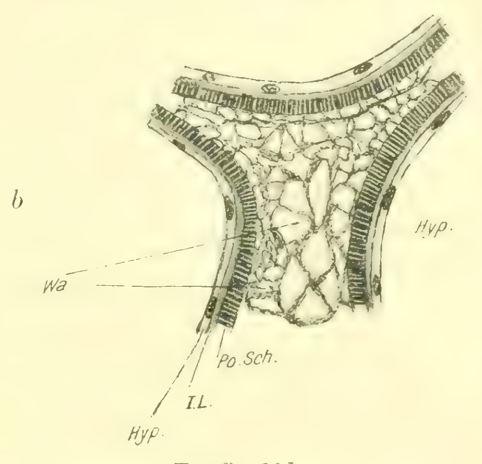
Textfig. 10*a*.
Stück der Poren- oder Pigmentschicht von der Fläche gesehen, von einem Flachschnitt durch die Cuticula. *G*., pigmentierte Grundsubstanz; *Po*., Poren. Freihändig gez. Vergr. etwas mehr als 4000 ×).

Hervorheben muß ich an dieser Stelle noch, daß die in Rede stehenden Poren wirklich Hohlräume sind, die früher mit Flüssigkeit gefüllt sein mochten, und nicht etwa solide farblose Chitincylinderchen. Sie entsprechen also nicht den »Pseudoporen« in der Cuticula der Larve von *Bombyx rubi*, die Berlese entgegen der Auffassung früherer Autoren nicht für Poren, sondern für chitinisierte Zellfortsätze hält. Ich will hiermit in keiner Weise die Befunde Berleses in Zweifel ziehen, sondern nur den Unterschied zwischen den von ihm bei *Bombyx rubi* gefundenen Chitincylinderchen und den von mir bei der *Lampyris*-Larve festgestellten Poren hervorheben.

Die Pigmentschicht dringt nach außen auch in die kleinen kegelförmigen Erhebungen der Grenzlamelle vor. Sie bildet hier einen außer-

ordentlich dünnen pigmentierten perforierten Belag, der der Grenzlamelle unmittelbar anliegt. Von diesem Belag eingeschlossen, also in dem Lumen der Zäpfchen, bemerkt man bisweilen fein pigmentierte netzförmige Stränge, die auf wabigem Bau beruhen.

Sehr deutlich ist solcher wabiger Bau der Pigmentschicht an der Grenze benachbarter Kämmerchen. Hier dringt die Pigmentschicht in die Furchen der Innenlage ein, welche die einzelnen Kämmerchen voneinander sondern, und bildet deutliche Waben, deren Wandungen aus pigmentierten Körnchen bestehen. Die Waben sind in der Mitte am größten, nach außen werden sie kleiner und gehen schließlich in die Porenschichten über. Dies sieht man sehr deutlich auf geeigneten Flachschnitten durch das Dach der Chitinkämmerchen (s. Textfig. 10 *b*. *Wa*).



Textfig. 10 *b*.

Flachschnitt durch die Haut in Höhe des Daches der Kämmerchen. Man sieht Stücke der Wandungen von drei aneinandergrenzenden Kämmerchen mit Hypodermis (*Hyp.*); Innenlage (*I.L.*), Poren- oder Pigmentschicht (*Po. Sch.*). Der Raum zwischen den drei Porenschichten ist von Waben erfüllt, deren Wandungen pigmentierte Körnchen enthalten (*Wa*). Fix.: Abs. Alk. Färb.: Eos.-Häm. ZEISS Oc. 4. H.-Imm. 1/12. Z.-App.

Zusammenfassend kann ich über die Pigmentschicht also etwa folgendes sagen. Sie besteht in der Regel aus einer bräunlich pigmentierten Grundsubstanz, in der ich eine Struktur nicht mehr nachweisen konnte (natürlich muß aber eine Struktur vorhanden sein). Die Grundsubstanz ist von zahllosen, feinsten, senkrecht zur Oberfläche stehenden Poren durchsetzt, welche auf Querschnitten durch die Haut eine »Stäbchenschicht« vortäuschen. An manchen Stellen geht die Porenstruktur in typische Wabenstruktur über. Beide unterscheiden sich wohl nur dadurch, daß bei ersterer die pigmentierte Grundsubstanz viel reichlicher und dichter vorhanden ist als bei letzterer und daß die »Vacuolen« wahrscheinlich, infolge bestimmter physikalischer Bedingungen in der Porenschicht senkrecht zur Oberfläche stehen, während die Vacuolen der tiefer gelegen Pigmentschicht eine solche Anordnung nicht zeigen.

An den Gelenkhäuten zeigt die Cuticula eine etwas andre Aus-

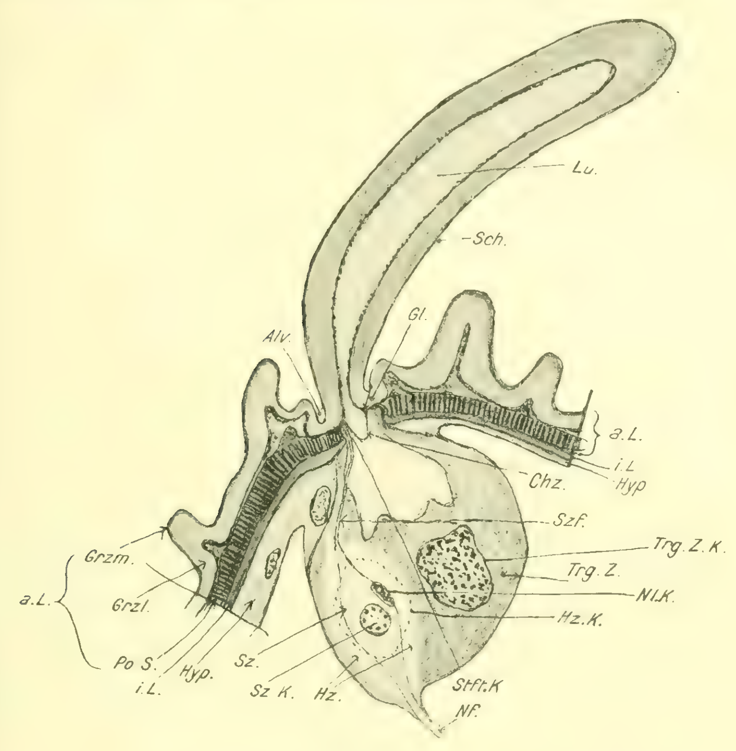
bildung als im Bereich der Kämmerchen insofern, als die Grenzlamelle zwar deutlich entwickelt ist, die Pigmentschicht dagegen teils fehlt teils nur ganz schwach entwickelt ist, so daß auf Querschnitten keine »Stäbchenbildung« zum Vorschein kommt. Die Innenlage zeigt oft eine feine blättrige Zusammensetzung.

An den festen Skeletteilen der Kopfkapsel fehlt eine Grenzlamelle in der Art, wie sie am Rumpf überall vorkommt, es läßt sich nur eine feine stark lichtbrechende äußere Abschlußmembran (BÜTSCHLIS und KAPZOVS Grenzhäutchen) erkennen. Unter dieser folgt unmittelbar eine dicke Pigmentschicht, welche von feinsten, vertical oder ein wenig schräg zur Oberfläche gerichteten Poren durchsetzt ist, darunter endlich liegt die Innenlage, welche sich im Gegensatz zur Außenlage mit Eosin intensiv rot färbt.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der auf der Mitte des Daches der Chitinkämmerchen stehenden Haare über. Es handelt sich um mäßig lange und dicke, bei einer erwachsenen Larve etwa 60—100 μ lange, an der Spitze etwas verdickte, in der Regel rückwärts gekrümmte, hohle Haare mit stumpfer, abgerundeter Spitze (s. Textfig. 11 *Sch*). Die verengerte Basis des Haarschaftes steckt in einer grubenförmigen Alveole (*Alv.*), welche nichts anderes als eine äußere ringförmige Erhebung und eine innere grubenförmige Einsenkung der Außenlage der Cuticula vorstellt. Diese geht am Innenrand der Alveole in die Wandung des Haarschaftes unmittelbar über und baut diesen allein ohne Beteiligung der Innenlage der Cuticula auf. Dieser Bildungsmodus scheint auch bei andern Haarbildungen vorzukommen, vgl. die Schnittbilder E. HOLMGRENS von Raupenhaaren (bei BERLESE, Gli Insetti I, Fig. 571a und b).

An der Stelle, wo der grubenförmig eingesenkte Teil der Alveole in den Haarschaft übergeht, bildet er eine Gelenkhaut (*Ge*). An dieser Stelle verhält sich die Grenzlamelle färberisch etwas anders als an benachbarten Stellen, sie färbt sich hier nämlich bei Eosin-Hämatoxylin-Doppelfärbung intensiv blau mit Hämatoxylin wie gelenkiges Chitin in der Regel, während die benachbarten Stellen das Eosin stärker annehmen. Eine eigenartige Bildung geht noch von der inneren medianen (mit bezug auf die Haarachse) Wandung der Gelenkhaut aus. Von jener Stelle, wo der eigentliche Haarschaft beginnt, bei * auf Textfig. 11, setzt sich nämlich ein zartwandiger abgestumpfter, nach innen gerichteter hohler Chitinzapfen (*Chz*) an. Die Wandung dieses Gebildes färbt sich wie die Gelenkhaut selbst mit DELAF.-Hämatoxylin bläulich, sie ist äußerst zart. Ob der in Rede stehende hohle Zapfen ven-

tralwärts gegen die Hypodermiszelle abgeschlossen ist, ist schwierig mit voller Sicherheit zu entscheiden, es ist mir aber sehr wahrscheinlich. Das Lumen des Haarschaftes würde darnach also durch den Zapfen nach innen abgeschlossen sein. Zum Verständnis der Ent-



Textfig. 11.

Kämmerchenhaar mit zugehörigem Zellkomplex im Längsschnitt. *Chz.*, Chitinzapfen; *a.L.*, Außenlage der Cuticula; *Alv.*, Haaralveole; *Ge.*, Haargelenk; *Grzl.*, Grenzlamelle.; *Grzm.*, Grenzmembran; *Hyp.*, Hypodermis; *Hz.*, Hüllzelle; *Hzk.*, Hüllzellkern (punktiert angedeutet). *i.L.*, Innenlage der Cuticula; *Lu.*, Lumen des Haarschaftes; *Nf.*, Nervenfaser; *Nlk.*, Neurilemmkern; *Po.S.*, Porenschicht (= Pigmentschicht); *Sch.*, Schaft des Haares; *Sz.*, Sinneszelle; *Szf.*, Sinneszellfortsatz (war auf dem Schnitte nur zu zwei Drittel der Länge von der Stiftkörperendigung an rückwärts zu sehen, der Rest wurde, nachdem an anderen Präparaten der Verlauf des ganzen Fortsatzes festgestellt war, ergänzend eingetragen). *Stftk.*, Stiftkörper; *Trg.Z.*, Haarbildungszelle (trichogene Zelle); *Trg.Z.K.*, deren Kern; *, Stelle, an welcher der Chitinzapfen inseriert. Fix.: Subl.-Alk. Färb.: Eosin-Häm. ZEISS Oc. 4. H.-Imm. 1/12. Tbl. 150. Z.-App.

stehung des Zapfens sei noch gesagt, daß sich bei vielen Haaren kürzere, trichterförmige, nach innen offene Anhänge an der gleichen Stelle wie die oben beschriebenen Gebilde befinden. HOCHREUTHER bildet solche mehrfach ab, besonders deutlich in seiner Fig. 15, welche ein Haar von der Tibia der *Dytiscus*-Larve darstellt. Aus solchen kurzen

Trichtern kann man sich die oben erwähnten längeren hohlen Zapfen entstanden denken. In Betreff der physiologischen Bedeutung des Zapfens bin ich zu der Meinung gekommen, daß er vor allem mit zur Fixierung des Stiftkörpers der Haarsinneszelle dient, welche (vgl. Textfig. 11 u. 12*d Stftk.*) zwischen der inneren Alveolenwandung und der Wandung des Zapfens eingeklemmt ist.

Ich lasse jetzt die Besprechung des zu den Haaren gehörenden Zellkomplexes folgen. Während die Hypodermiszellen der Chitinkämmerchen im allgemeinen außerordentlich flach sind, bildet die Hypodermis an der Basis der Haare einen umfangreichen, beutelförmigen Komplex, welcher in das Lumen der Kämmerchen herabhängt. An das innere Ende des Zellkomplexes tritt in allen Kämmerchen eine feine Nervenfaser (s. Textfig. 7 *N.* u. Textfig. 11 *Nf*) heran, welche von dem unter der Haut verlaufenden Hautnervenplexus kommt. Die Analyse des zu den Haaren gehörenden Zellkomplexes und die Feststellung der Endigung des an diesen herantretenden Nerven war ziemlich schwierig und erforderte ein spezielles Studium. Berlese macht hierüber nur ganz allgemeine Angaben, indem er sagt: »In ciascuna cavita stanno elementi cellulari in rapporto con un nervo sottile che esce dalla cavita e si congiunge a reticolo nervoso che scorre sopra il derma favoso«. Meine langwierigen, an Flach-, Quer- und Schiefschnitten durch die Haut gemachten Untersuchungen ergaben endlich, daß der zu den Haaren gehörende beutelförmige Zellkomplex hauptsächlich von zwei sehr großen modifizierten Hypodermiszellen (s. Textfig. 11 u. 12 *b*) von drüsigem Habitus gebildet wird, an welche sich seitlich distalwärts kleinere Zellen anschließen, welche die Verbindung mit der übrigen flachen Hypodermis vermitteln. Außerdem aber befindet sich innerhalb des Zellkomplexes eine von den beiden erwähnten großen Zellen eingeschlossene, und deswegen leicht zu übersehende, kleinere spindelförmige Sinneszelle (s. Textfig. 11 u. 12*b*, *Sz*), welche proximalwärts in die an den Zellkomplex herantretende Nervenfaser übergeht. Die Sinneszelle besitzt den typischen Bau der Arthropodensinneszellen, ihr bläschenförmiger Kern spärliches, peripher angeordnetes Chromatin. Der Sinneszelle ist stets noch ein kleiner Kern (s. Textfig. 11 *Nlk*) mit dichtem Chromatin angelagert, ich halte ihn für den am weitesten peripher gelegenen Neurilemmkern der zugehörigen Nervenfaser.

Es gehören also im ganzen vier Zellen bzw. Kerne zu dem Haarapparat. Allerdings lassen sich die Grenzen der Zellen nicht immer deutlich erkennen, dagegen sieht man auf dickeren Schnitten stets die vier charakteristischen Kerne. Am deutlichsten sieht man diese auf

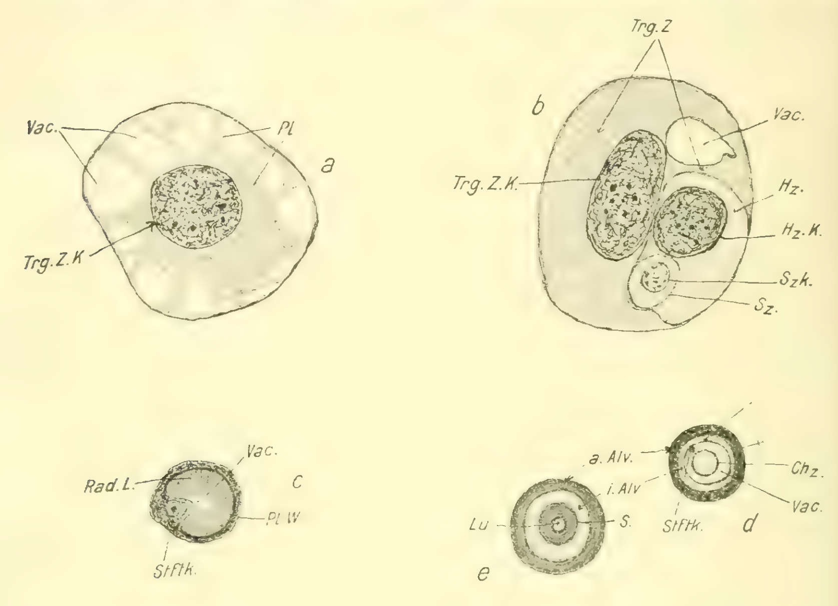
Schnitten durch frisch aus dem Ei geschlüpfte Larven, und zwar erstens deshalb, weil die Zellen hier so klein sind, daß der ganze Zellkomplex in der Regel vollständig im Schnitt liegt, und zweitens deshalb, weil das Plasma der beiden großen Hypodermiszellen auf frühem Stadium noch nicht so stark vacuolisiert ist, wie später.

Die Vierzahl der Zellen, welche unsern Zellapparat auszeichnen, findet sich auch an andern Sinnesapparaten (Haaren und deren Derivaten), welche mechanische Reize aufnehmen. Ich fand sie gelegentlich früherer Untersuchungen bei den Sinneskuppeln auf den Schmetterlingsflügeln. Zu den Sinneszellen der Chordotonalorgane gehören, wie zahlreiche frühere Untersucher und ich selbst auch festgestellt haben, ebenfalls zwei größere modifizierte Hypodermiszellen, die man als Hüll- und Deck- bzw. Kappenzelle zu unterscheiden pflegt. Außerdem fand ich an den von mir untersuchten Chordotonalorganen an der Sinneszelle immer auch noch einen kleinen Neurilemmkern liegen, der auch in den Abbildungen andrer Autoren wiederkehrt, wenngleich er von diesen oft nicht besonders erwähnt wird.

Während die Sinneszelle proximalwärts in eine Nervenfaser übergeht, entsendet sie distalwärts einen äußerst dünnen Terminalschlauch (Textfig. 11 *Szf.*), welcher zwischen der Gelenkhaut des Haares und dem früher besprochenen Hohlkegel in Form eines kleinen Stiftkörpers endigt (s. Textfig. 11 *Stftk.*). Letzterer ist auf Längsschnitten schwieriger nachzuweisen als auf Querschnitten durch die Haarbasis (= Flachschnitten durch die Haut), auf welchen ich seine Anwesenheit zunächst feststellte. Es fiel mir an letzteren Schnitten bei Eosin-Hämatoxylinfärbung immer ein von Eosin intensiv rot gefärbtes, unmittelbar neben dem Hohlkegel gelegenes Pünktchen auf (Textfig. 12, *c.* u. *d*, *Stftk.*), dessen Bedeutung mir zunächst unklar blieb. Erst Schiefschnitte und vereinzelte günstige Längsschnitte brachten dann Klarheit darüber. Es zeigte sich, daß das bei Betrachtung von oben gesehene Pünktchen in Wirklichkeit nichts anderes als eine cuticulare stiftchenartige Endigung des Endschlauches der Sinneszellen ist. Ähnliche, an der Gelenkhaut der Haarbasis gelagerte Stiftkörper bildet auch Hochreuther bei Haaren von *Dytiscus* ab, z. B. in seiner Fig. 23 *a* und *b*. Mir scheint eine derartige Lagerung der Stiftkörper zur Aufnahme von Berührungsreizen außerordentlich geeignet zu sein, da letztere vermittels des starren Haarschaftes vor allem auf die biegsame Gelenkhaut und dadurch auf den an dieser befestigten Stiftkörper wirken müssen.

Außer der Sinneszelle gehören zu dem in Rede stehenden Haar-

typus, wie schon erwähnt, noch zwei große, drüsenartige Hypodermiszellen, welche die erstere einschließen. Die eine der beiden Zellen (Textfig. 11 u. 12 *b Trg.Z.*) ist etwas größer als die andre und bildet den



Textfig. 12 *a—e.*

Querschnitte durch den zu den Kämmerchenhaaren gehörenden Zellkomplex und durch die Haarbasis, in proximal-distaler Folge.

Fig. *a.* Querschnitt durch die Basis. Man sieht nur die große Haarbildungszelle (trichogene Z.) mit Kern.

Fig. *b.* Etwas höher gelegener Schnitt. Man sieht außer der vorigen Zelle noch die Sinneszelle mit Kern und die große Hüllzelle der letzteren. Bei tieferer Einstellung war am gleichen Präparat auch der Neurilemmkern der Sinneszelle zu sehen.

Fig. *c.* Querschnitt durch den distalen Teil der trichogenen Zelle dicht unter der Cuticula. Es ist nur noch eine schmale Plasmawand vorhanden. In einer protoplasmatischen Wandverdickung ist der basale Teil des Stiftkörpers der Sinneszelle zu sehen.

Fig. *d.* Ein wenig höher gelegener Querschnitt als der vorige. Stiftkörper zwischen innerer Alveolenwandung des Haares und dem nach innen gerichteten Chitinzapfen des Haarschaftes eingeklemmt.

Fig. *e.* Querschnitt durch den basalen Teil des Haarschaftes und durch die Haaralveole. Vom Stiftkörper und von Plasma ist nichts mehr zu sehen. *a.Alv.*, äußerer Teil der Haaralveole; *Chz.*, Chitinzapfen; *Hz.*, Hüllzelle; *Hz.K.*, Hüllzellkern; *i.Alv.*, innerer Teil der Alveole; *Lu.*, Lumen des Haarschaftes; *Pl.*, Plasma; *Pl.W.*, plasmatische Wandung; *Rad.L.*, radiäre Leisten; *S.*, Schaft des Haares; *Sz.*, Sinneszelle; *Szk.*, deren Kern: *Stfk.*, (rot) Stiftkörper; *Trg.Z.*, trichogene Zelle; *Trg.Z.K.*, Kern derselben; *Vac.*, Vacuolen. Fix.: Subl. (Fig. *c*: Abs. Alk.) Färb.: Eos.-Häm. Zeiss Apochr. 4,0 mm. Apert. 0,95. C.-Oc. 18. Z.-App. Fig. *c*: H.-Imm. 1/12. Oc. 4. Z.-App.

äußersten basalen Teil des Zellkomplexes allein; hier ganz an der Basis liegt auch ihr großer chromatinreicher Kern (s. Textfig. 12*a Trg.Z.K.*). Das Plasma dieser Zelle ist stark vacuolisiert. Im distalen, halsförmigen Teile der Zelle ist stets eine große, sackförmige Vacuole vor-

handen, welche, die Innenlage der Cuticula durchbrechend, zur Haaralveole zieht (s. Textfig. 7, 11 u. 12 *Vac.*).

Die in Rede stehende Zelle halte ich für die Haarbildungszelle (trichogene Zelle Berleses). Sie hat während der Larvenhäutungen das Haar neu zu erzeugen, außerdem dürfte sie sich durch Absonderung von Exuvialflüssigkeit wesentlich mit am Häutungsprozeß beteiligen.

In einer seitlichen Vertiefung der Haarbildungszelle liegt die zweite große Hypodermiszelle des Zellkomplexes, die ich Hüllzelle (s. Textfig. 11 u. 12*b Hz.*) nenne, derart, daß beide Zellen zusammen auf Querschnitten ein abgerundetes Ganzes bilden (vgl. Textfig. 12). Die Hüllzelle besitzt ebenfalls einen großen, chromatinreichen Kern, der bisweilen mit dem der Haarbildungszelle auf einer Höhe, meist aber etwas mehr distalwärts liegt. Zwischen Haarbildungszelle und Hüllzelle liegt die Sinneszelle (s. Textfig. 12*b*, *Sz.*), und zwar hat die letztere den größeren Anteil an der Einhüllung. Die Hüllzelle erscheint infolge ihres spärlichen Plasmainhaltes an gefärbten Präparaten sehr hell, ich vermute, daß sie im natürlichen Zustand eine die Sinneszelle isolierende Flüssigkeit enthält.

Ich komme jetzt noch einmal auf die Funktion der in Rede stehenden Haare zurück. Die Tatsache, daß eine besondere Sinneszelle in Form eines Stiftkörperchens in charakteristischer Weise an der Gelenkhaut der Haare endigt, und die weite Verbreitung der Haare über den ganzen Rumpf berechtigen zur Annahme, daß es sich im vorliegenden Falle um Tasthaare handelt. Zu dieser Überzeugung kam auch schon v. Wielowjewski, obwohl er nur einen Nerven an die Haarbasis herantreten, dagegen die Sinneszelle selbst nicht sah. Aus der sehr großen Zahl der Tasthaare am ganzen Körper der Larve — befinden sich doch auf der Dorsalseite des Mesotergits beispielsweise allein rund 2000 Tasthaare — muß man wohl auf eine außerordentlich große Empfindlichkeit der Haut gegen Berührungsreize schließen. R. Hochreuther fand kürzlich (1912) an der Basis gewisser Haare von *Dytiscus marg.* L. u. a. an der Tibia außer einer großen »Drüsenzelle« noch eine typische Sinneszelle mit ganz ähnlicher Endigungsweise an der Gelenkhaut der Haare, wie sie bei den Haaren der *Lampyris*-Larve vorhin beschrieben wurde. Seltsamerweise nimmt dieser Autor an, daß der Sinnesapparat hier die Secretion der Drüsenzelle beeinfluße. Er schreibt wörtlich: »Durch die enge Beziehung, in der die Drüsen- und Sinneszellen an den besprochenen Borsten von *Dytiscus* stehen, dürfte eine empfindliche Drüsenfunktion der Borsten gewährleistet sein. Denn während zumeist den Drüsenhaaren percipierende Elemente fehlen, finden sich

an den hier geschilderten Formen besondere Sinnesapparate. Auf einen von diesen dem Centralorgan übermittelten Reiz dürften die Drüsen von dort aus durch die an sie herantretenden Nervenendigungen, die hier freilich nicht untersucht werden konnten, zu plötzlicher Secretion angeregt werden«.

Diese Auffassung Hochreuthers scheint mir wenig begründet zu sein. Was für Nerven treten denn an die von ihm untersuchten Haare heran außer der centripetalen Faser, welche zur Sinneszelle führt? Verfasser sagt darüber gar nichts aus, als daß sie, d. h. die centrifugalen Fasern, »hier freilich nicht untersucht werden konnten«, und ich möchte bezweifeln, ob solche überhaupt existieren, da meines Wissens noch nie an einem Arthropodensinneshaar neben der centripetalen Faser der Sinneszelle gleichzeitig centrifugale Fasern gefunden wurden. Und es ist auch nicht recht einzusehen, was für Reize die Faser der Sinneszelle in das Centralorgan leiten soll, damit diese hier vermittelst einer centrifugalen Faser »plötzliche Secretion« anregen.

Meine Auffassung von der Funktion der Haare geht dahin, daß sie lediglich Organe des Tastsinnes sind, wobei der Haarschaft und das Haargelenk den Tastreiz aufnehmen und wobei das letztere den Reiz auf den Stift der Sinneszelle überträgt.

Das Lumen der Kämmerchen enthält zahlreiche Blutzellen (*Phag.*, Textfig. 7), aber, wie ich in Übereinstimmung mit Hollande gegen Berlese hervorheben muß, keine Önocyten. Hollande hat bei seinen Untersuchungen des Käferblutes die Larven von *Lampyris noctiluca* eingehend berücksichtigt, er findet in den Hautkämmerchen derselben neben langgestreckten Leucocyten (Phagocyten) Kügelchenzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien, welche aus ersteren hervorgehen sollen. Die Leucocyten spielen zweifellos eine Rolle bei der Metamorphose, insbesondere bei der Zerstörung der in den Kämmerchen vorhandenen Hypodermiszellen, worauf ich weiter unten zurückkommen werde.

R. Dubois hat die Blutzellen im Lumen der Kämmerchen nicht als solche erkannt, vielmehr hält er sie für Hypodermiszellen (blastides hypodermiques). Da sich aus diesen vermeintlichen Hypodermiszellen nach ihm die Leuchtorgane von *Lampyris n.* entwickeln, so kam er zu dem Trugschluß, daß diese sich bei den Lampyriden wie bei andern Tieren aus dem Ectoderm differenzieren. In Wirklichkeit entstehen sie aber weder aus dem Ectoderm noch aus den Blutzellen, sondern aus indifferenten Fettzellenballen. Ich konnte wenigstens diese Entstehungsweise für die im 6. und 7. Abdominalsegment des Weibchens gelegenen Leuchtplatten mit Sicherheit nachweisen (s. Literaturverzeichnis).

Am Schlusse dieses Abschnittes möchte ich noch die Frage nach dem Schicksal der Kämmerchen während der Metamorphose und nach den Wachstumsverhältnissen der Kämmerchen berühren. Was die erstere Frage anlangt, so war schon oben gesagt worden, daß die Puppenhaut keine Spur von Kämmerchenbildung zeigt. Vielmehr findet man hier eine parallel zur Oberfläche des Körpers verlaufende Hypodermis und auf dieser eine nichts Besonderes zeigende Cuticula. Auf Schnitten durch Larven, welche kurz vor der letzten Häutung stehen, konnte ich ferner feststellen, daß die Chitinkämmerchen hier bereits verödet sind. Sie besitzen weder Hypodermiszellen mehr an ihren Wandungen noch Phagocyten in ihrem Lumen, es ist nur noch ein feines Eiweißgerinsel zu sehen. Unmittelbar unter dem Kämmerchen befindet sich bereits die neue lückenlose, parallel zur Körperoberfläche hinziehende Puppenhypodermis.

Die Beseitigung der ursprünglich in den Chitinkämmerchen vorhandenen Hypodermiszellen einschließlich des großen beutelförmigen Zellkomplexes, der zu den innervierten Haaren gehört, haben zweifellos die während der ganzen Larvenperiode im Lumen der Kämmerchen anwesenden Phagocyten bewirkt. Man sieht an Larvenstadien, welche sich kurz vor der letzten Häutung befinden, bei welchen aber die Hypodermiszellen noch den Wandungen der Kämmerchen anliegen, daß sich jetzt die Phagocyten in einer Art Secretionszustand befinden, ihr Kern ist meist lappig oder sternförmig verästelt, in der Umgebung der Zellen findet man eine trübkörnige Masse, welche wohl die zur Auflösung der Hypodermiszellen dienenden Fermente enthält. Man hat sich nun wohl weiter vorzustellen, daß die Phagocyten sich nach Auflösung der Hypodermiszellen mit deren Trümmern beladen und aus den Kämmerchen in die tiefer gelegene Leibeshöhle auswandern.

Die Regeneration der Hypodermis dürfte von unversehrten an den Gelenkhäuten oder an den basalen Bodenwandungen der Kämmerchen gelegenen Hypodermiszellen aus erfolgen.

Was das Wachstum der Chitinkämmerchen während der Larvenperiode anbetrifft, so lehrt eine Vergleichung jüngerer und älterer Larven zunächst, daß mit zunehmender Größenzunahme sowohl die Zahl der Kämmerchen als auch der Umfang und die Dicke der Wandungen der Kämmerchen zunimmt, und zwar muß dies jedesmal während des Häutungsvorganges geschehen.

Eine merkwürdige Beobachtung habe ich bei dieser Gelegenheit noch zu erwähnen. Ich fand auf Schnitten und an Totalpräparaten von abgestreiften Larvenhäuten immer nur die Außenlage der Cuticula

(Grenzlamelle + Pigmentschicht) vor, dagegen von der die Kämmerchen bildenden Innenlage keine Spur. Auf Schnitten durch Larven, welche kurz vor der letzten Häutung stehen, konnte ich aber beobachten, daß tatsächlich die ganze Cuticula durch das von den Hypodermiszellen abgeschiedene Exuvialsecret von ihrer Matrix abgehoben wird, auf noch etwas späterem Stadium liegt die alte vollständige Larvencuticula schließlich der neuen Puppenhypodermis auf. Wenn sich nun trotzdem an abgestreiften Larvenhäuten auf Schnitten nur die Außenlage nachweisen läßt, so muß man wohl annehmen, daß die Innenlage am Ende, bzw. bald nach dem Häutungsprozeß noch zerstört wird. In den Kämmerchen finden sich zu dieser Zeit, wie schon erwähnt, keine Zellen mehr, sondern nur noch ein feines Eiweißgerinsel, das entweder von der Exuvialflüssigkeit stammen könnte oder einen Rückstand des zur Lösung der Hypodermis verwendeten Materiales vorstellt. Die vorhandene eiweißhaltige Flüssigkeit (die nach Fixierung als Gerinsel erscheint) bringt vielleicht die Innenlage der Cuticula zur definitiven Auflösung. Es wäre das umsomehr denkbar, als die Innenlage offenbar leichter löslich ist als die Außenlage. Sie löst sich z. B. nach Kochen in rauchender Salzsäure in wenigen Minuten, während die Außenlage bei dieser Behandlung erhalten bleibt. Die Innenlage dürfte demnach kein echtes Chitin, sondern eiweißartiger Natur sein, was sich auch in ihrer Färbbarkeit mit Plasmastoffen (Eosin, van Giesons Gemisch) zu erkennen gibt.

Drüsenhöckerchen.

Außer den vorher besprochenen innervierten Sinneshärchen auf den Chitinkämmerchen des Integuments kommen bei unserer Larve noch andre, nicht innervierte Drüsenhärchen von merkwürdigem Bau vor. Die fraglichen Härchen stehen in dichten Gruppen von etwa 100 Stück auf paarigen Höckern an den Abdominalsegmenten 1—7. Man erkennt die bei einer erwachsenen Larve etwa 280 μ langen und etwa 180 μ breiten Höckerchen schon mit unbewaffnetem Auge (besonders deutlich an Alkoholmaterial) als helle, oft kreideweiße, etwas dorsal vom Vorderrande der Stigmenplatten gelegene Flecke (s. Textfig. 6*).

Die mikroskopische Untersuchung ergibt, daß die Härchen (Fig. 1 u. 2, Taf. IX *Drh.*) im Grunde ziemlich breiter, grubenförmiger Einsenkungen der Cuticula stehen (Taf. IX, Fig. 2 *Gru.*) Sie besitzen etwa die Form einer elektrischen Glühbirne und sind mit ihrem dünnen Stiel in eine dunkel pigmentierte Alveole eingesenkt, ihr distaler erweiterter Teil ist durchsichtig und besitzt eine äußerst dünne Wan-

dung. Die Härchen sind nur etwa 10 μ hoch und ragen kaum oder gar nicht über den oberen Grubenrand hervor.

An der Basis jedes Härchens befindet sich eine große, bei einer erwachsenen Larve durchschnittlich etwa 70 μ lange, sackförmige Drüsenzelle (Taf. IX, *Dz*. Fig. 1 u. 2), die sich nach der Haarbasis zu etwas verjüngt. Im basalen Teil der Zelle befindet sich der chromatinreiche Kern, dessen Form und Inhalt je nach dem Zustand der Zelle sich etwas verschieden verhält. Während der Kern bei manchen Zellen rund und mit deutlicher Membran versehen ist, ist er in andern Fällen unregelmäßig gestaltet, nach der Cuticula zu in Lappen ausgezogen und an dieser Stelle membranlos, ferner zeigt sich in dieser peripheren Region des Kernes eine dichtere Ansammlung von mit Hämatoxylin färbbaren Körnchen, welche zum Teil in das Plasma übertreten. Der Inhalt der Zelle erscheint an fixiertem Material feinkörnig, er dringt durch den Stiel der Härchen in das kolbige Lumen des letzteren ein (Taf. IX, Fig. 2 *Sekr.*); wahrscheinlich diffundiert der Inhalt durch die zarte Wandung der Härchen. Was das färberische Verhalten des Zellinhaltes anbetrifft, so färbt derselbe sich bei Eosin-Hämatoxylinfärbung im basalen Teil der Zelle mehr mit Hämatoxylin, im distalen Teil dagegen zeigt sich reine Eosinfärbung.

Neben dem distalen Teile der Drüsenzellen findet man in der Regel noch ein oder zwei größere Kerne, die zu Hypodermiszellen gehören, welche wahrscheinlich die Drüsenzellen umhüllen und ihren Anschluß an die übrige Hypodermis vermitteln (s. Fig. 2).

Über die Funktion und die morphologische Bedeutung der eben besprochenen Gruppen von Drüsenhärchen kann ich Sicheres nicht aussagen. Es wurden ähnliche segmental angeordnete Drüsen — jedoch ohne Haarbildungen — bereits bei verschiedenen Insektenlarven und Imagines nachgewiesen. Sie kommen bald nur am Abdomen, bald nur am Thorax oder auch an beiden Abschnitten gleichzeitig vor. Bei der uns zunächst interessierenden Ordnung der Käfer wurden beispielsweise bei Chrysomelidenlarven paarige Drüsen (Wehrdrüsen) am Meso- und Metathorax und an den Abdominalsegmenten 1—7 festgestellt. Ferner wurden kürzlich von A. CASPER bei der Imago von *Dytiscus marginalis* L. segmental angeordnete Drüsen am ersten und zweiten Thoraxsegment und wiederum am 1.—7. Abdominalsegment festgestellt.

Die Tatsache, daß bei drei verschiedenen Familien an den ersten sieben Abdominalsegmenten paarige Ansammlungen einzelliger Drüsen vorkommen, legt die Vermutung nahe, daß solche vielleicht allgemeiner vorkommen und homologe Bildungen vorstellen.

Die physiologische Bedeutung der in Rede stehenden Drüsenbildungen ist noch unklar, bei den plötzlich ausstülpbaren Drüsen der Chrysomelidenlarven scheint es sich wohl um Wehrdrüsen (gegen Schlupfwespen) zu handeln, doch ist das eine zweifellos sekundär erlangte Funktion.

Bei den *Lampyris*-Larven möchte ich glauben, daß es sich um Schmierdrüsen handelt, deren Secret die Haut geschmeidig erhält und gleichzeitig vor Verdunstung schützt.

Bezüglich weiterer Informationen über hierher gehörende Drüsenbildungen sei auf Berleses »Gli insetti« und auf A. Caspars Arbeit verwiesen.

Außer den im vorigen beschriebenen innervierten und nichtinnervierten Drüsenhärchen finden sich auf der Haut der *Lampyris*-Larve noch zahlreiche andre Haarbildungen, auf welche alle ich nicht eingehen will. Nur über gewisse große, am Kopf, Thorax und Abdomen stehenden Borsten muß ich noch einiges sagen (s. Textfig. 6, 7, 16, 27).

Die Borsten treten bei allen Individuen konstant in Stellung und Zahl auf, so daß ihnen, wie cuticularen Haarbildungen der Arthropoden so oft, wohl auch in unserem Falle systematische Bedeutung zukommen dürfte. Was den Bau der Borsten anbetrifft, so handelte es sich um im Maximum fast $^1/_2$ mm lange, gerade, in Alveolen eingesenkte Haarbildungen. Die Wandung des Haarschaftes ist dick, die Spitze des Haares dagegen außerordentlich lang und fein. An das basale Lumen des Haarschaftes tritt der Endschlauch einer einzigen großen Sinneszelle heran, außerdem läßt sich an der Haarbasis noch eine andre große Zelle, die Haarbildungszelle (Trichogenenzelle) nachweisen, welche wohl bei jeder Häutung der Larve eine neues Haar erzeugt. Was die Funktion dieser Borsten anbetrifft, so haben wir es zweifellos mit Sinnesborsten zu tun, welche Berührungsreize aufnehmen. Darauf weist ihr Bau hin, vor allem ihre feine, lange, zum Aufnehmen tactiler Reize außerordentlich geeignete Spitze, ferner ihre exponierte Stellung am Kopf und Hinterleib, die Innervierungsverhältnisse und andres. Die dicke Wandung des Haarschaftes schließt die Annahme aus, daß die vorliegenden Borsten etwa chemische Reize aufnehmen.

Was die Stellung und Zahl der Borsten anbetrifft, so erwähne ich folgendes: Am Kopfe steht je eine große Tastborste unmittelbar hinter der Antennenbasis, zwischen dieser und dem Auge (s. Textfig. 16 *Ta.Bo*), je eine Borste steht an den vorderen äußeren Ecken des Frontale (s. Textfig. 16), je eine an den Seitenrändern des Submentums (s. Textfig. 27 *Subm.Bo.*), vier große Borsten stehen auf den Stipites der

1. Maxille (s. Textfig. 27 *Sti.Bo. 1—4*). Ferner kommt noch eine Anzahl größerer und kleinerer Borsten an den Mundwerkzeugen und an den Antennen vor, auf welche bei Besprechung dieser Teile näher eingegangen wird.

Am Thorax stehen nur einige wenige Tastborsten, welche auch kleiner sind als die meisten am Kopf und an den Abdominalsegmenten stehenden Borsten. Es stehen auf der Ventralseite des vorderen, einstülpbaren Abschnittes des Prothorax vier Tastborsten, deren Stellung aus Textfig. 4 (*Ta.Bo.*) ersichtlich ist.

Am Meso- und Metathorax-Stamm scheinen Tastborsten ganz zu fehlen. Dagegen findet sich an allen sechs Beinen neben zahlreichen Drüsenhaaren und Dornen noch eine größere Tastborste. Diese steht am vorletzten Glied (femur) und ist nach hinten gerichtet.

Am Abdomen stehen große Tastborsten auf der Ventralseite aller Segmente, mit Ausnahme des 1. Abdominalsegments, hier fehlen sie deshalb, weil sie den Hinterbeinen, deren Basalteile weit rückwärts reichen, im Wege sein würden. An allen übrigen Abdominalsegmenten stehen dagegen Tastborsten in bestimmter Zahl und Anordnung. Es befinden sich zunächst an den Hinterwinkeln der Sterna des 2.—7. Abdominalsegments (s. Textfig. 5 u. 6 *Ta.Bo.*) je eine große nach hinten gerichtete Tastborste. Am 8. Segment steht an der gleichen Stelle je eine sehr große Borste, außerdem aber stehen noch zwei kleinere Borsten am mittleren Hinterrande des Sternums. An der gleichen Stelle finden sich auch am 9. Abdominalsegment zwei kleinere Borsten, außerdem trägt dieses aber noch zwei große Borsten an den Hinterwinkeln der Tergite. Diese entsprechen wohl den an den Hinterwinkeln der Sterna des 2.—8. Abdominalsegments stehenden Borsten, wahrscheinlich sind sie unter Rückbildung der Pleurite des 9. Segments allmählich nach den Hinterwinkeln der Terga zu verschoben. Am 10. Abdominalsegment findet man acht kleinere Tastborsten, davon vier auf der Ventralseite, und zwar zwei ganz nahe der Mittellinie, zwei etwas weiter von dieser entfernt stehen. Je eine Borste steht an den Seiten und je eine auf den seitlichen Partien der Tergite.

Haft- und Reinigungsapparat.

Das 10. Abdominalsegment trägt an seinem Hinterende einen, übrigens bei den meisten Larven der Cantharinen und auch bei anderen Käferlarven vorkommenden, in den einzelnen Gruppen aber verschieden ausgebildeten Haftapparat. Derselbe wurde schon von de Geer gesehen, hinsichtlich seines feineren Baues und seiner physiologischen

Bedeutung aber erst von TARGIONI-TOZZETTI erkannt. Es handelt sich um eine größere Zahl von am Ende gegabelter, schlauchförmiger Hautausstülpungen, welche durch Blutdruck aus dem Körper weit hervorgestreckt, durch Muskeln anderseits wieder vollkommen ins Körperinnere zurückgezogen werden können. Am distalen Teil der Schläuche befinden sich zahlreiche winzige Chitinhäkchen (Näheres s. BERLESE und TARGIONI-TOZZETTI), welche eine feste Verankerung an der Unterlage gestatten. So dient der Apparat als Haftapparat, z. B. wenn die Larve eine Helixschale erklettert hat und am Eingange der Schale lauert, um der Schnecke einen Biß beizubringen. Die Haftwirkung des Apparates ist übrigens so bedeutend, daß die Larve mit seiner Hilfe sogar von überhängenden Glaswänden einige Zeit frei herabhängen kann[1]. Ferner dient der Apparat zur Fortbewegung, indem er nach Art von Nachschiebern verwendet wird (BERLESE bezeichnet den Apparat, weil er zur Fortbewegung dient, als »Apparato di propulsione«). Endlich dient der Apparat auch noch zur Reinigung, wie TARGIONI-TOZZETTI zuerst erkannt hat und wie ich bestätigen kann. Am besten kann man das beobachten, wenn die Larve die Nahrungsaufnahme beendigt hat oder diese für einige Zeit unterbricht. Dann fährt sie mit den ausgestreckten Schläuchen des Apparates über die mit Schneckenschleim beschmutzten Körperstellen, hauptsächlich über den Kopf, wie mit einem Schwamm hinweg und sofort ist aller Schmutz beseitigt. Bei dem Reinigungsprozeß spielen einmal wohl die zahlreichen feinen Häkchen am Ende der Schläuche eine Rolle, außerdem aber — dies scheint TARGIONI nicht beobachtet zu haben — auch eine Flüssigkeit, welche auf die zu reinigende Stelle gebracht und mit dem Apparat verwischt wird. Die Flüssigkeit ist vollkommen durchsichtig und hinterläßt beim Verdampfen zahlreiche kleine Kristalle. Sie stellt wahrscheinlich den Harnstoff der Larve vor, welcher hiermit also eine eigenartige Verwendung erlangen würde. Besondere Drüsen, welche die fragliche Flüssigkeit sonst absondern könnten, existieren in der Nähe der Haftschläuche nicht. Auch etwa durch Druck ausgepreßte Blutflüssigkeit kommt hier nicht in Frage, da dieselbe nicht so hell gefärbt ist wie die Reinigungsflüssigkeit und auch die in letzterer gelösten Kristalle beim Verdampfen nicht hinterläßt.

---

[1] Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man eine Larve in ein nicht zu enges (etwa 2 cm weites) Glasröhrchen setzt und dieses in der Horizontalen zwischen den Fingern dreht. Dreht man schnell genug, so kann sich die Larve bei steiler Lage mit den Krallen nicht mehr, dagegen wohl noch mit dem Haftapparat festhalten und hängt dann von der oberen Wandung des Röhrchens frei herab.

Nervensystem.

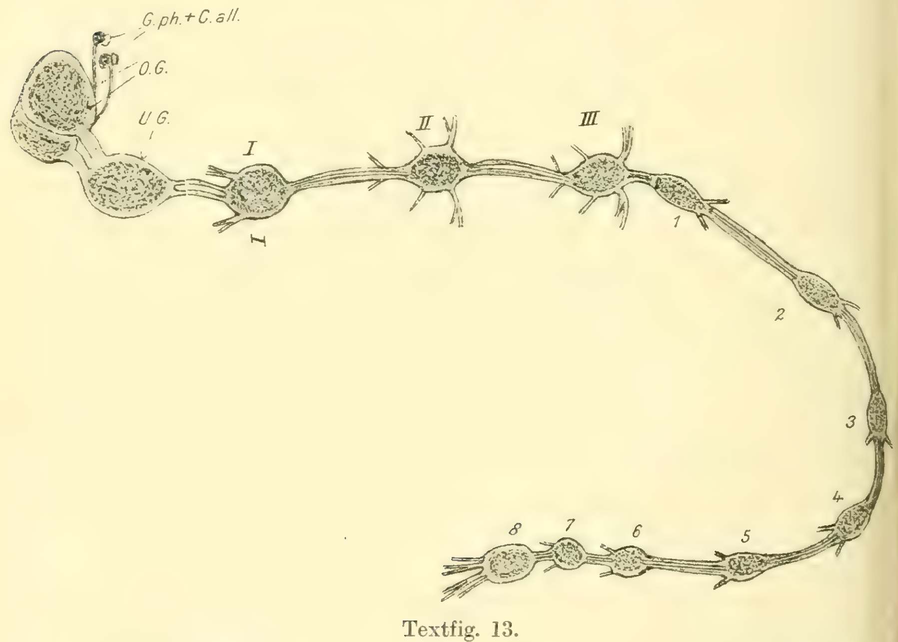
Das Centralnervensystem der Larve von *Lampyris n.* besitzt einen sehr ursprünglichen Bau, wie er in gleicher Ursprünglichkeit nur bei wenigen Käferlarven und anderen Insektengruppen vorkommt. Es besteht, wie Textfig. 13 zeigt, aus Ober- und Unterschlundganglion, drei wohl gesonderten Thoracalganglien und acht ebenfalls deutlich von einander gesonderten Abdominalganglien.

Das Oberschlundganglion (*O.G.*) ist sehr groß, von der Seite betrachtet erscheint es beinahe kugelig, es ist durch kräftige, kurze, den Ösophagus umgreifende Connective mit dem Unterschlundganglion (*U.G.*) verbunden. Letzteres ist ebenfalls sehr ansehnlich, steht dem Oberschlundganglion an Größe jedoch etwas nach und unterscheidet sich von diesem in der Form, wie aus Textfig. 13 ersichtlich. Ober- und Unterschlundganglion liegen übrigens nicht in der eigentlichen, sehr kleinen aber festen Kopfkapsel, welche derartig mit den Muskeln der Mundwerkzeuge und des Saugpharynx angefüllt ist, daß in ihr kein Raum für voluminösere Organe mehr übrig bleibt, sie sind vielmehr rückwärts verlagert und kommen bei weit vorgestrecktem Kopf in den Halsteil zu liegen, der aber morphologisch in seinem vorderen Abschnitt noch zum Kopf zu rechnen ist. Bei unter den Prothorax zurückgezogenem Kopf liegen sie in ersterem, wie aus dem Sagittalschnitt (Textfig. 30) und dem Frontalschnitt (Textfig. 17*a*) ersichtlich. Ähnliche Verlagerungen des Gehirns kommen auch sonst vor, z. B. bei den Larven der Käfergattung *Donacia*, wie ich Bövings Abbildungen entnehme.

Auf das Unterschlundganglion folgen die drei ansehnlichen Thoracalganglien (*I—III*). Die Connective zwischen dem Unterschlundganglion und dem ersten Thoracalganglion sind etwas kürzer als die beiden folgenden recht langen Connective. Bezüglich der von den Thoracalganglien entspringenden Nervenstämme herrschen am Prothorax die einfachsten Verhältnisse, indem von diesen nur ein kräftiger Nervenstamm jederseits entspringt, der sich allerdings gleich nach seinem Ursprung gabelt (s. Textfig. 13). Meso- und Metathorax zeigen fast übereinstimmende Verhältnisse. Es entspringt eine sehr kräftige Wurzel etwas vor dem Hinterrande des Ganglions, diese teilt sich alsbald in zwei Stämme, ferner entspringt jederseits ein Stamm etwa aus der Mitte des Ganglions und schließlich entspringt noch je ein kleiner Stamm etwas vor dem eigentlichen Ganglienknoten aus den betreffen-

den Connectiven. Am Mesothorax liegt der Ursprung dieser Nerven etwas weiter vorn als am Metathorax.

Die acht Abdominalganglien (*1—8* Textfig. 13), richtiger Ganglienpaare, sind erheblich kleiner als die Thoracalganglien. Das erste ist ziemlich nahe an das dritte herangerückt, jedoch immer noch durch deutliche Connective von ihm gesondert. Bei den Geschlechtstieren ist jedoch, wie KOLBE mitteilt, eine Vereinigung dieser beiden Ganglien



Textfig. 13.

Das Centralnervensystem der Larve von *Lampyris noctiluca.* Ober- u. Unterschlundganglion in seitlicher Ansicht, Thoracal- und Abdominalganglien von der Dorsalseite gesehen. *O.G.*, Oberschlundganglion; *U.G.*, Unterschlundganglion; *I—III*, die Thoracalganglien; 1—8, die Abdominalganglien; *G.ph.+C.all.*, Ganglion pharyngeale + Corpus allatum. ZEISS Oc. 3, Obj. a_2.

eingetreten, so daß bei ihnen nur noch sieben freie Abdominalganglienpaare zu zählen sind.

Wie ich an andrer Stelle (Literaturverzeichnis Nr. 47) mitgeteilt habe, geht diese Verschmelzung Hand in Hand mit der innigeren Vereinigung des 1. Abdominalsegments mit dem 3. Thoraxsegment bei den Geschlechtstieren, besonders weit geht diese beim Männchen.

Auf das erste Abdominalganglienpaar folgen die nächsten 5, immer durch lange Connective miteinander verbunden. Die Connective zwischen dem 6. und 7. Paare sind viel kürzer als die vorigen, noch kürzer sind die zwischen dem 7. und 8. Paar. Letzteres ist, wenn die embryo-

logischen Befunde bei anderen Insekten auch für unsere Form gelten, als ein Verschmelzungsprodukt von drei Ganglienpaaren, zugehörig zum 8. 9. und 10. Abdominalsegment, zu betrachten. Dies scheint auch in der Zahl der vom 8. Abdominalganglion abzweigenden Nervenstämme zum Ausdruck zu kommen. Während von dem Hinterrande der 7 ersten Abdominalganglien immer nur ein Paar von Nervenstämmen entspringt, entspringen vom Hinterrande des 8. Abdominalganglions zwei Paare, von denen sich das eine aber ganz nahe dem Ursprung nochmals teilt, so daß dann also in ganz kurzer Entfernung vom Ganglion sechs Nervenstämme vorhanden sind (s. Textfig. 13).

Was das viscerale Nervensystem anlangt, so habe ich von ihm nur die gröberen Verhältnisse der beiden mit dem Oberschlundganglion verbundenen Systeme, des paarigen und des unpaaren Systemes, festgestellt. Ein bei manchen Insekten mit den Abdominalganglien verbundenes unpaares viscerales System (sog. Sympathicus) konnte ich bei der *Lampyris*-Larve nicht nachweisen. Es scheint überhaupt nur einem Teil der Insekten zuzukommen, da auch G. Holste z. B. ein solches System bei *Dytiscus marg.* L. vermißt.

Das mit dem Oberschlundganglion verbundene unpaare viscerale System besteht aus dem dorsal über der Mitte der Saugfalte des Vorderpharynx gelegenen Ganglion frontale (s. Fig. 16, Taf. X, *G.fr.*). Dieses ist, wie immer durch zwei Connective mit dem Oberschlundganglion verbunden. Es entsendet Fasern an die Oberlippe, den Epipharynx und die Pharynxmuskulatur, deren Verlauf ich im einzelnen nicht verfolgte. Außerdem entsendet es rückwärts einen ansehnlichen unpaaren Nerven, den Schlundmagennerven = Nervus recurrens, welcher auf dem Pharynx und Ösophagus verläuft, dann am Vorderende des Muskelmagens in dessen Inneres eintritt (s. Fig. 18—22, Taf. XI, *N.rec.*), an seinem Hinterende wieder an die Oberfläche kommt, um dann auf dem Mitteldarm weiter zu verlaufen. Der Nervus recurrens zeigt einige ganglióse Anschwellungen. Ein kleineres Ganglion liegt unmittelbar hinter dem Oberschlundganglion, es entspricht wohl dem Ganglion hypocerebrale oder occipitale der Autoren. Ein weiteres größeres Ganglion liegt am Hinterende des Ösophagus, unmittelbar vor dem Vorderende des Muskelmagens (s. Fig. 27, Taf. XII, *G.Vent.*). Ich bezeichne dieses Ganglion als Ganglion ventriculare (es entspricht vielleicht dem von Köstler beschriebenen Kropfganglion von *Blatta*; ob es dem Ganglion ventriculare bei andern Insekten entspricht, läßt sich nur von Fall zu Fall entscheiden). Hinter dem Ganglion ventriculare gabelt sich der Nervus recurrens, und die beiden Gabeläste

(s. Fig. 24, Taf. XII, *N.Ventr.*) verlaufen dann zwischen der Muskulatur des Muskelmagens, wie das im Kapitel »Muskelmagen« näher beschrieben werden wird. Am Hinterende des Muskelmagens tritt der Nervus recurrens dann wieder auf die Oberfläche und verläuft von jetzt auf dem Mitteldarm. Da ich auf Totalpräparaten vom Mitteldarm nur einen großen Nervenstamm auf diesem nachweisen konnte, der sich vom Anfange des Mitteldarmes bis zum Enddarm verfolgen läßt, so wird man wohl annehmen müssen, daß der im Muskelmagen in zwei Äste geteilte Nervus recurrens nach seinem Austritt aus dem Muskelmagen durch Verschmelzung der Äste wieder einheitlich wird. Am Anfange des Mitteldarmes bildet der Nervus rec. nochmals eine gangliöse Anschwellung, welche ich als Ganglion intestinale oder stomaccale bezeichnen will. Außerdem scheint noch ein andres kleineres Ganglion vorhanden zu sein.

Das paarige viscerale System besteht aus den paarigen Ganglia pharyngea, welche jederseits mit einem Corpus allatum (früher Ganglion allatum) zu einer äußerlich einheitlichen, histologisch dagegen ganz verschiedenen Masse verschmolzen sind (s. Textfig. 13 *G.ph.* + *C.all.*). Die Ganglia pharyngea werden innerviert von je einem kurzen Nervenstamm, welcher an der mittleren hinteren Wand des Oberschlundganglions entspringt, zunächst eine kurze Strecke rückwärts zieht, dann lateral umbiegt, um schließlich mit einer Biegung nach rückwärts in die Pharyngealganglien einzutreten.

Diese liegen seitwärts von den Schlundconnectiven im Halsteile zwischen dem hinteren Teil des Oberschlundganglions und dem vorderen Teil des Unterschlundganglions. Sie sind ferner eng mit dem Epithel eines großen, in den dorsalen Teil der Kopfkapsel eindringenden Tracheenstammes verwachsen, dem sie medianwärts anliegen (s. Textfig. 17 *a*). Die beiden verschmolzenen Ganglion-Corpus-Massen liegen übrigens nicht vollkommen symmetrisch zur Medianebene. Das rechte liegt ein wenig weiter vorn und näher dem Ösophagus als das linke (s. Textfig. 17 *a*, *l.G.ph* + *Ca* und *r.G.ph.* + *Ca.*), ein Verhalten, das A. Nabert auch bei einigen andern Insekten festgestellt hat. Genauere Angaben über den feineren Bau der in Rede stehenden Gebilde glaube ich mir sparen zu können, da meine diesbezüglichen Befunde wie die allgemein topographischen sich mit den kürzlich von A. Nabert u. A. bei *Lampyris splendidula* festgestellten decken. Hervorheben möchte ich in Übereinstimmung mit Nabert nur noch, daß auch bei *Lampyris n.* eine Commissur zwischen dem paarigen und unpaaren Visceralsystem nicht besteht. Die von Nabert vertretene Ansicht, daß die Corpora

allata Drüsen mit innerer Secretion vorstellen, halte auch ich für wahrscheinlich. Ihre vom Nervensysteme unabhängige embryonale Entwicklung aus der Epidermis, ihre spätere Abschnürung von dieser und ihre endliche Verschmelzung mit Teilen des Centralnervensystems erinnern an analoge Verhältnisse bei der Hypophyse der Wirbeltiere.

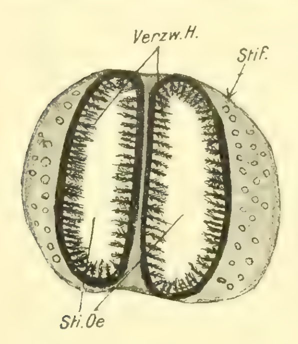
Tracheensystem.

Bei unsrer Larve sind 9 funktionierende Stigmenpaare vorhanden, welche auf besonderen Skeletplatten liegen, die wir früher als Stigmenplatten, bzw. als Acro-Tergopleurite beschrieben. Das vorderste Stigmenpaar liegt am Vorderende des Mesothorax, die folgenden 8 Paare auf den Stigmenplatten der Abdominalsegmente 1—8. Die genauere Lage der Abdominalstigmen auf den Stigmenplatten wurde bereits bei Besprechung der letzteren angegeben. Das 8. Abdominalstigma ist erheblich kleiner als die vorhergehenden, es liegt wie die andern Abdominalstigmen auf einer Chitinplatte mit Kämmerchenstruktur. Dieselbe ist am 8. Segment aber im Gegensatz zu den übrigen Stigmenplatten nur schwach pigmentiert, und zwar deshalb, weil die Leuchtorgane unter ihnen liegen, deren Licht sie durchscheinen lassen müssen. Bongardts Angabe, daß die Pleuren im 8. Abdominalsegment fehlen, trifft deshalb nicht zu, sie sind nur aus dem oben angeführten Grunde schwächer pigmentiert und treten deswegen nicht so hervor wie die dunkelpigmentierten Platten der andern Segmente. Ihre Haut besitzt aber dieselbe Kämmerchenstruktur wie die übrigen Platten.

Bei der Larve von *Phausis splendidula* findet sich außer den 9 Stigmenpaaren, welche denen von *L. nocticula* entsprechen, noch ein kleineres, wahrscheinlich in Rückbildung begriffenes Stigmenpaar am Metathorax vor, so daß diese Larve 10 Stigmenpaare besitzt. Mein Bemühen, etwaige Spuren eines Stigmas auch am Metathorax der Larve von *Lampyris noc.* zu finden, war zunächst ergebnislos. Schließlich fand ich aber doch an mit Kalilauge behandelten, gut aufgehellten Präparaten an den Pleuren des Metathorax eine kleine weiße Scheibe inmitten dunklen Chitins, welches genau der Stelle entspricht, an welcher sich das metathoracale Stigma bei *Phausis splendidula* befindet; auf der kleinen weißen Scheibe sind auch noch einige winzige Höckerchen sichtbar. Die weiße Scheibe entspricht zweifellos einem rudimentären Stigmenfelde, die kleinen Chitinhöckerchen vielleicht rudimentären Stigmenöffnungen. Danach haben also wohl auch die Vorfahren der Larven von *L. noctiluca* am Metathorax funktionierende Stigmen besessen, wie sie die verwandten, in mancher Beziehung etwas

ursprünglicher gebauten Larven von *Phausis splendidula* noch heute besitzen.

Eigentümlich ist der Bau der Stigmen. Sie besitzen nicht eine einfache, sondern doppelte, längliche, von derben Chitinringen eingefaßte Öffnungen, wie aus Textfig. 14 (*Sti.Oe.*) zu ersehen ist. (Ähnliche Stigmen mit zwei oder mehreren Eingangsöffnungen kennt man schon seit längerer Zeit von Muscidenlarven.) Vom Rande der Einfassungsringe springen gegen das Lumen reich verzweigte Haare vor, welche allgemein als Schutzapparate des Tracheenlumens gegen Fremdkörper betrachtet werden. Von den beiden Öffnungen führen zunächst zwei kurze, enge trichterförmige, stark chitinisierte Gänge ins Innere und diese münden in einen erweiterten, von einem Filz verflochtener Härchen austapezierten Raum, an den sich der kurze Haupttracheenstamm ansetzt. Vom inneren Ende des letzteren gehen die großen Tracheenlängsstämme aus, welche den ganzen Körper durchziehen. Es findet sich erstens ein Paar dorso-lateraler Längsstämme vor und zweitens, zwischen diesen ein Paar ventro-lateraler Stämme. Letztere verlaufen im Abdomen zickzackartig. Dies kommt dadurch zustande, daß vom Ende des kurzen Hauptstammes sich immer ein Ast ein wenig schräg nach vorn und innen in das vorhergehende Segment begibt, während ein zweiter Ast von dort nach rückwärts und ein wenig medianwärts etwa bis zur Mitte des zugehörigen Segmentes zieht, wo er sich dann mit dem nach vorn gerichteten Ast des folgenden Segments vereinigt. Zwischen diesen Vereinigungspunkten befindet sich in den Abdominalsegmenten 1—7 eine kräftige Quercommissur. Ähnliche Quercommissuren sind auch in den drei Thoracalsegmenten und im 8. Abdominalsegment vorhanden.



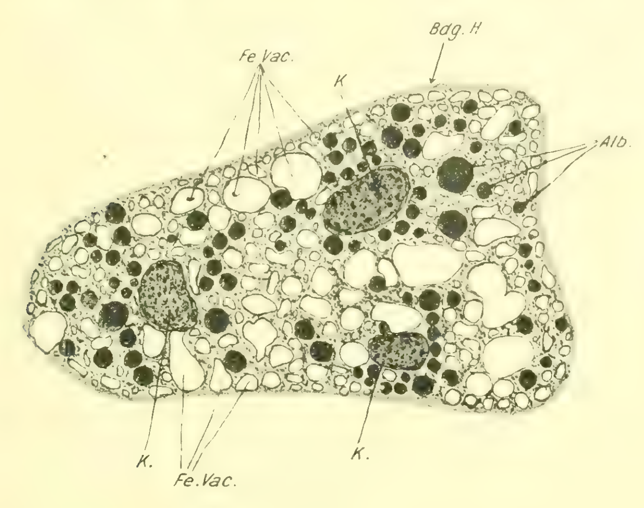
Textfig. 14.

Ein Abdominalstigma der Larve. *Stif.*, Stigmenfeld (Peritrema); *Sti.Oe.*, die beiden Öffnungen des Stigmas, an dessen Rändern vielfach verzweigte Haare (*Verzw.H.*). Zeiss Oc. 1. H.-Imm. 1/12. AZ.-pp.

Fettkörper, Önocyten, Leuchtorgane.

Der mächtig entwickelte Fettkörper der Larve füllt fast den ganzen Raum zwischen der äußeren Körperwand und den inneren Organen aus. Selten trifft man isolierte Fettzellen an, meistens sind mehrere gegen einander polygonal abgeplattete Zellen zu einem Ballen vereinigt,

der von einer zarten, kernhaltigen bindegewebigen Haut eingeschlossen ist. Durch kurze bindegewebige Verbindungsstränge werden zahlreiche Fettzellenballen zu größeren Klumpen oder zu flachen Lappen vereinigt, wie das schon von v. Wielowjewski richtig beschrieben worden ist. Die einzelnen Fettzellen sind in der Regel durch ebene Membranen gegeneinander abgegrenzt und besitzen einen annähernd central gelegenen Kern, an dem man häufig eine Membran vermißt. Die Oberfläche des Kernes erscheint oft unregelmäßig zackig, wie man es bei Drüsenzellen nicht selten antrifft, und es ist wohl sicher, daß der-



Textfig. 15.

Schnitt von 2 μ Dicke durch einen kleinen Fettkörperballen einer erwachsenen Larve. *Alb.*, albuminoide Einschlüsse (schwarz); *Bdg.H*,. bindegewebige Hülle; *Fe.Vac.*, Vacuolen im Plasma, welche Fett enthielten; *K*, Fettzellenkerne. Das Plasma wurde grau und fein punktiert dargestellt, die Wände der Plasmawaben sind etwas zu dick gezeichnet. Fix.: Abs. Alkohol. Färb.: Eos.-Häm. Harnsaure Kristalle sind auf dem Schnitt nicht zu sehen, weil derselbe bei der Färbung durch Wasser geführt wurde, welches die Kristalle löst. Zeiss Oc. 4. Tbl. 150. H.-Imm. 1/12. Z.-App.

artige Zustände in Verbindung mit Stoffwechselvorgängen in der Fettzelle stehen. Die Fettzellen bestehen aus dünnwandigen Plasmawaben, welche Einschlüsse von Fett, bzw. Eiweiß enthalten, beiderlei Reservematerial kommt gleichzeitig nebeneinander vor (s. Textfig. 15 *Fe.Vac.* und *Alb.*).

Fett ist in beträchtlicher Menge vorhanden, wovon ich mich an mit Sudan III gefärbten frischen, bzw. mit Sublimat oder Formol fixierten Fettkörperlappen überzeugte. Es ist in Form kleinster bis großer Tröpfchen vorhanden, welch letztere durch Zusammenfließen benachbarter kleiner Tröpfchen entstehen. Durch Druck erscheint die

Kugelform der Fetttröpfchen im Präparat oft abgeändert. Außer dem Fett enthalten die »Fettzellen« in großer Zahl, besonders dicht in der Umgebung der Kerne Eiweißkügelchen, welche sich mit Eosin intensiv und dauernd rot, mit VAN GIESONS Gemisch intensiv gelb färben. Die Eiweißkügelchen messen durchschnittlich etwa 2 μ im Durchmesser, viele sind aber erheblich kleiner, vereinzelte erreichen einen Durchmesser von etwa 4 μ. Wie Textfig. 15 zeigt, bleiben die größten Eiweißkügelchen in der Größe hinter den größten Fetttröpfchen zurück. Die Eiweißkügelchen stellen Reserveeiweiß vor, man hat solches auch im Fettkörper andrer Insekten gefunden, z. B. bei Muscidenlarven und bei Collembolen. Endlich trifft man in den Fettzellen stets noch harnsaure Sphärokristalle an, die bereits von KÖLLIKER als harnsaures Natrium bestimmt wurden. Da die harnsauren Kristalle sich im Wasser lösen, muß man letzteres bei Paraffinschnitten vermeiden.

Zwischen den Fettzellen des 1.—7. Abdominalsegments findet man vereinzelte sehr große Zellen mit feinem granulierten Inhalt. Es handelt sich um die von v. WIELOWJEWSKI bei den *Lampyris*-Larven entdeckten, später bei allen Insektenordnungen nachgewiesenen Önocyten. Diese erfuhren vonseiten des letztgenannten Forschers bereits eine eingehende Besprechung.

Die beiden linsenförmigen Leuchtorgane der Larve liegen unter den unpigmentierten Pleuren des 8. Abdominalsegments. Ihr Bau wurde von BONGARDT und anderen Autoren schon ausführlich beschrieben. Die larvalen Leuchtorgane persistieren bei der Puppe und der Imago. Dagegen entstehen die Leuchtplatten des Weibchens, welche im 6. und 7. Abdominalsegment liegen, erst während der Metamorphose aus dem larvalen Fettkörper, wie ich in einem vorläufigen Bericht bereits mitgeteilt habe (s. Lit. Nr. 47).

Der Kopf.

Der Kopf der *Lampyris*-Larve und seine Anhänge zeigen manche Besonderheiten, welche auf die eigentümliche Ernährungsweise der Tiere zurückzuführen sind. Einzelne dieser Besonderheiten, z. B. die Ausbildung eines Mandibularkanales, die merkwürdige Lage der Mandibelbasis, der Oberlippe und der Mundöffnung finden sich auch bei den Dytiscidenlarven. Es ist jedoch gewiß, daß diese Übereinstimmungen auf Convergenz beruhen, da die in Rede stehenden Einrichtungen gewissen Familien, welche den Lampyriden im System näher stehen als die Dytisciden z. B. den Canthariden, fehlen. Ebenso gewiß ist andrerseits, daß besondere Einrichtungen, welche den *Lampyris*-Larven

und stammverwandten Larven, z. B. den *Drilus*-Larven, gemeinsam sind, homologe Bildungen sind. Ich denke hier wieder an die Mandibularkanäle, die Verlagerung von Oberlippe und Mundöffnung, an die Ausbildung von Maxillartasterdrüsen und Andres.

Bevor ich auf die wichtigen Umgestaltungen der Mundteile und der Mundregion unsrer Larve eingehe, muß ich zunächst eine Darstellung der Gesamtform der Kopfkapsel und von den einzelnen Skeletstücken derselben vorausschicken.

Der Kopf unsrer Larve besteht aus einer kleinen, dunkelpigmentierten, starkwandigen Kapsel und einem langen, zartwandigen, schlauchförmigen Teil, der diese mit dem Prothorax verbindet. Die Frontalebene des Kopfes fällt mit der des Thorax und Abdomens zusammen, ein Verhalten, das z. B. für alle Raubkäfer gilt. Die Mundwerkzeuge solcher Köpfe sind nach vorn gerichtet oder diese sind, wie man zu sagen pflegt, vom »prognathen« Typus.

Die kleine Kopfkapsel ist derartig vom Pharynx, der mächtigen Pharynxmuskulatur und den Muskeln der Kopfanhänge ausgefüllt, daß das ansehnliche Ober- und Unterschlundganglion in ihr keinen Platz mehr finden, diese sind daher rückwärts in den Hals verlagert worden (s. Textfig. 17*a* und 30), worauf schon bei Besprechung des Centralnervensystems hingewiesen wurde.

Was die Form der Kopfkapsel anbetrifft, so stellt sie, wie Querschnitte zeigen (s. Fig. 7, Taf. IX), einen komprimierten Cylinder von annähernd elliptischem Querschnitt dar. Die kleine Achse desselben fällt in die Sagittalebene, die große etwa in die mittlere Frontalebene. Die Länge der Kopfkapsel beträgt bei einer ausgewachsenen Larve von etwa 2,5 cm Länge ungefähr 1,35 mm, ihre Breite etwa 1,1 mm. Wie eine Betrachtung der Kopfkapsel von der Dorsalseite zeigt, ist die Breite überall die gleiche, dagegen ist die Höhe der Kapsel an verschiedenen Stellen etwas verschieden. Wie man am besten an Sagittalschnitten erkennt oder bei Betrachtung des Totalpräparates von der Seite, ist die Kapsel vorn etwas flacher, nach hinten aber erweitert sie sich zur Aufnahme mächtiger, an ihrer hinteren Wand inserierender Muskeln; besonders viel Raum beansprucht der gewaltige Schließer der Mandibeln. Das äußerste Hinterende der Kapsel ist abgerundet und läßt in seiner Mitte das ziemlich ansehnliche Hinterhauptsloch bestehen, an das sich der Hals anschließt (s. Textfig. 17*a*). Dieser schlägt sich vom Rande des Hinterhauptloches nach vorn um und ist eine Strecke weit mit der Kopfkapsel verwachsen, wovon weiter unten auf S. 347—349 ausführlicher zu sprechen sein wird.

Was die Pigmentierung der Kopfkapsel anbetrifft, so ist sie in den vorderen zwei Dritteln bräunlich, und zwar dorsal, lateral und ventrolateral etwas dunkler als medioventral. Das hintere Drittel der Kapsel, das von dem Hals überzogen ist, bzw. mit diesem verwachsen ist, bleibt hell und ist dadurch scharf gegen den vorderen Teil abgegrenzt (s. Textfig. 16 *Occ.*).

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der Skeletteile der Kopfkapsel über. Hier liegen vereinfachte Verhältnisse vor, welche durch Verschmelzung oder Reduktion von Skeletteilen herbeigeführt wurden.

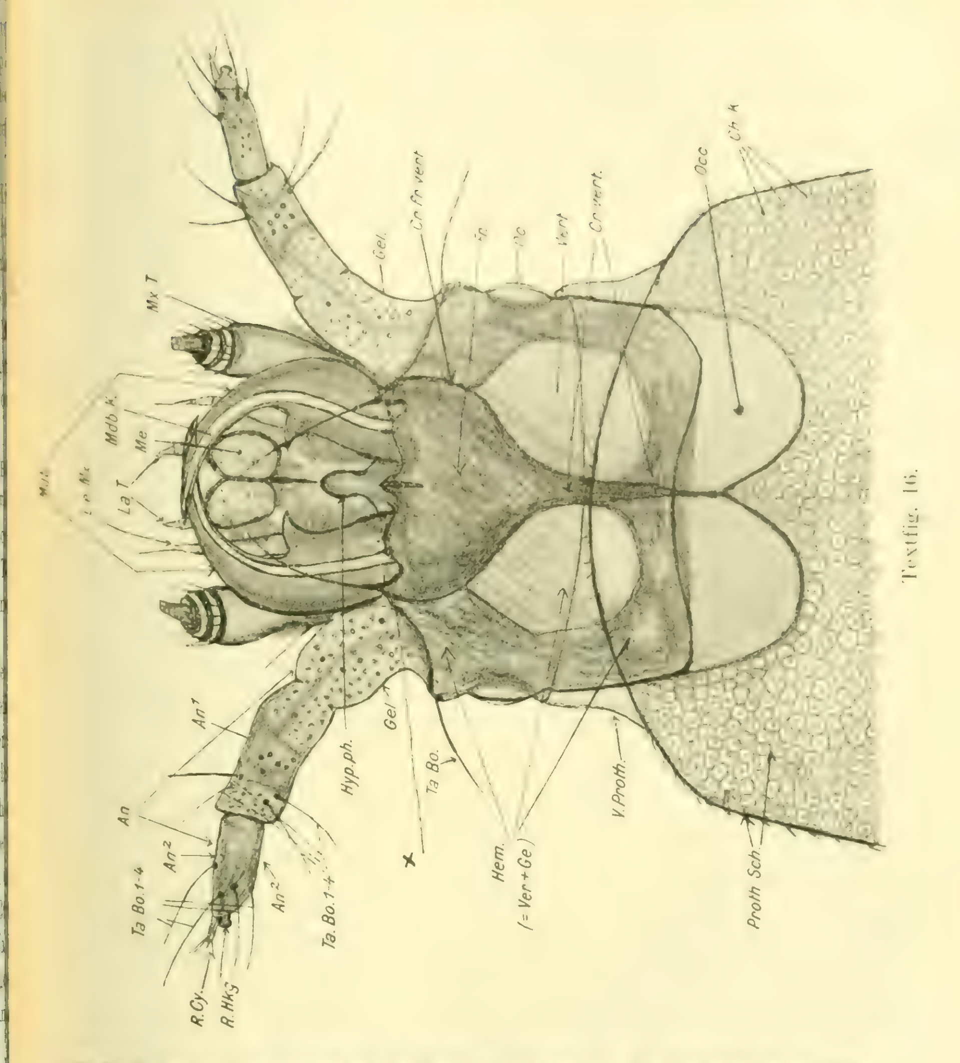
Wie bei den meisten Larven der Lepidopteren, der legebohrertragenden Hymenopteren und gewisser Käfer wird auch die Kopfkapsel bei unsrer *Lampyris*-Larve im wesentlichen aus drei großen außerordentlich festen Skeletteilen gebildet: dem unpaaren Frontale (Berleses Präfrontale) und den paarigen »Hemisphären«.

Die von mir als Hemisphären bezeichneten Stücke bezeichnet Böving bei der *Donacia*-Larve, bei welcher dieselben Verhältnisse vorliegen, als Parietalia.

Die Hemisphären sind in unsrem Falle wohl als ein Verschmelzungsprodukt der vordersten 4 Kopfsegmente aufzufassen, da sie Träger der Augen (vorderster Abschnitt), der Antennen (2. Segment) und der Mandibeln (4. Segment) sind.

Das Frontale und die beiden Hemisphären begrenzen die gesamte dorsale Kopfkapsel und die beiden letzteren, außerdem noch allein den ganzen lateralen und ventrolateralen Teil der Kopfkapsel. Der noch bleibende medio-ventrale Rest wird gebildet von den stark verlängerten basalen Teilen der ersten Maxillen und der Unterlippe, welche eine gemeinschaftliche Platte (Labio-Maxillarplatte) bilden. Diese geht rückwärts in die Kehle (Gula) über, welche am Hinterhauptsloch endigt und so die medio-ventrale Begrenzung der Kopfkapsel abschließt. Auf die medio-ventralen Skeletteile, insbesondere auf die Labio-Maxillarplatte komme ich später bei Besprechung der Mundwerkzeuge ausführlicher zurück, dagegen möchte ich hier noch die bisherigen Angaben über das Frontale und die Hemisphären ergänzen.

Das dunkel pigmentierte, unpaare, im Umriß etwa kelchförmige Frontale (Textfig. 16 *Fr*) begrenzt den vorderen mittleren Teil der Kopfkapsel auf der Dorsalseite, sein breiter Vorderrand bildet den mittleren Teil des vorderen Kopfrandes. Gegen die angrenzenden Hemisphären ist das Frontale jederseits durch dunkel pigmentierte Chitinleisten (s. Textfig. 16 *Cr.fr.vert.*) abgegrenzt, welche sich rückwärts zu einer unpaaren medianen, bis zum Hinterhauptsloch ziehenden Leiste (*Cr.vert.*) vereinigen. Vergleicht man den Kopf unsrer



Die Kopfkapsel und ihre Anhänge von der Dorsalseite her gesehen. Die Kopfkapsel ist zur Hälfte in den Prothorax zurückgezogen. Erwachsene Larve von *Lampyris noct.* *An.*, Antenne; $An_{1,2}$, die Glieder der Antenne. *Ch.K.*, Chitinkämmerchen des Prothoraxschildes, auf jedem Kämmerchen steht ein als kleiner Kreis angedeutetes Drüsenhärchen. Der Deutlichkeit wegen wurde die Kämmerchenstruktur an der Stelle des Prothorax, unter welcher die Kopfkapsel liegt, fortgelassen. *Cr.fr.vert.*, Crista fronto-verticalis; *Cr.vert.*, Crista verticalis (Scheitelleiste); *Fr.*, Frontale; *Gel.*, einstülpbare Gelenkhaut der Antenne; *Hem.*, Hemisphären; *Hyp.ph.*, Hypopharynx; *La.T.*, Lippentaster; *Le.Mx.*, Lobus externus der Maxille; *Mdb.*, Mandibel; *Mdb.Ka.*, Mandibelkanal; *Me.*, Mentum; *Mx.T.*, Maxillartaster; *Oc.*, Ocellum; *Occ.*, Occiput (Hinterhaupt); *Proth.Sch.*, Prothoraxschild; *R.Cy.*, Riechcylinder; *R.Hkg.*, Riechhalbkugel; *Ta.Bo.*, Tastborste; *Vert.*, Vertex (Scheitel); *V.Proth.*, vorderer, einstülpbarer Abschnitt des Prothorax.

Larve mit dem der Larve von *Phausis* (*Lampyris*) *splendidula*, so erkennt man sogleich, daß bei dieser an Stelle der eben besprochenen Leisten zarte, helle Chitinstreifen, »Nähte«, vorhanden sind. Man findet hier eine unpaare mediane Scheitelnaht (sutura metopica), welche sich an der hinteren Spitze des Frontale in die beiden Suturae frontoverticales gabelt. Dieser Zustand ist zweifellos der ursprüngliche, aus welchem der bei *L. noctiluca* durch leistenbildende Verwachsung der beiden Hemisphären bzw. der Hemisphären mit dem Frontale hervorgegangen ist. Durch diese leistenartigen Verwachsungen wird die Festigkeit der gesamten Kopfkapsel natürlich sehr erhöht und gleichzeitig werden für die kräftigen Dilatatoren des Pharynx geeignete Ansatzflächen geschaffen.

An das Frontale und die Crista metopica schließen sich jederseits die äußerst kräftig chitinisierten Hemisphären (*Hem.*) an. Wie der Querschnitt Fig. 7, Taf. IX zeigt, stellen sie auswärts gekrümmte Platten vor, welche, nach Abrechnung des Frontale, den ganzen dorsalen Teil, ferner den ganzen lateralen und ventro-lateralen Teil der Kopfkapsel ausmachen. Auf der Ventralseite schließen sie medianwärts je mit einer starken Chitinleiste ab (Fig. 7, Taf. IX, *L.d.Hem.*), zwischen denen die Kehlhaut (Gula) und die Labio-Maxillarplatte ausgespannt ist. Die erwähnte ventrale Leiste dient außer zur Versteifung der ganzen Kopfkapsel auch Teilen der Pharynxmuskulatur zum Ansatz, worüber das Nähere im Kapitel Pharynxmuskulatur gesagt ist. Ferner verbinden sich mit den erwähnten Leisten jederseits der Hypopharynx durch mächtige, den Kopfraum durchsetzende Chitinbalken, wodurch der ganze Vorderdarm fest mit dem Kopfskelet verbunden wird (s. Fig. 7, Taf. IX).

Die Hemisphären der *Lampyris*-Larven sind wahrscheinlich als ein Verschmelzungsprodukt der vier ersten Kopfsegmente aufzufassen. Dem ersten Segment würden nach Berlese, dessen Ansichten über die Segmentierung des Insektenkopfes ich hier folge, die Augen, dem zweiten die Antennen, dem vierten die Mandibeln zuzuordnen sein; das 3. Segment wäre, wie in der Regel, auch hier anhanglos. Was die Augen anbetrifft, so besitzt die *Lampyris*-Larve, wie alle Larven der Gattung *Lampyris* und verwandter Gattungen, jederseits nur ein einziges, aber sehr großes Ocellum. Dasselbe befindet sich am vorderen Seitenrande des Kopfes (s. Textfig. 16 *Oc.*).

Das 2. Segment trägt die kurzen, zwischen Frontale und den beiden äußeren Ecken der Kopfkapsel vermittelst einer weiten Gelenkhaut eingefügten Antennen.

Das 4. Segment endlich trägt die Mandibeln. Diese articulieren mit einem kugeligen Zapfen in einer Gelenkgrube, welche sich am distalen Ende eines Fortsatzes — ich nenne ihn Processus articulationis mandibulae — befindet. Dieser Processus entspringt am medianen ventralen Vorderende der Hemisphären (s. Textfig. 25 *Proc.Hem.*) und ist von dort aus nach vorn und ein wenig medianwärts gerichtet. Auf den Bau der Ocellen, Antennen und Mandibeln wird später eingegangen werden.

Was die Pigmentierung der Hemisphären anbetrifft, so gilt im wesentlichen das für die gesamte Kopfkapsel Gesagte. Sie sind in den vorderen zwei Dritteln dunkel pigmentiert, dagegen ist das hintere Drittel, das Hinterhaupt (Occiput), das mit dem Halsteil verwachsen ist, heller. Auf der Dorsalseite fallen näher der Rückenmitte zwei symmetrische hellere ovale Bezirke auf (s. Textfig. 16).

An den vorderen äußeren Ecken jeder Hemisphäre steht constant je eine große, bei erwachsenen Larven etwa 400 μ lange Tastborste; es ist die größte, welche überhaupt am Kopfe vorkommt. Sie steht unmittelbar hinter der Antennenbasis, zwischen dieser und dem Auge, und dürfte wohl vor allem die Aufgabe haben, Augen und Antennen vor mechanischen Verletzungen zu schützen (s. Textfig. 16 *Ta.Bo.*)

Es dürfte dem Leser bei Besprechung der Skeletteile der Kopfkapsel bereits aufgefallen sein, daß die Oberlippe (Labium) und der Kopfschild (Clypeus) mit keinem Wort erwähnt wurden, welche Teile doch bei Käfern in der Regel an der Begrenzung des vorderen dorsalen Teiles der Kopfkapsel teilnehmen. Bei unsrer *Lampyris*-Larve sind diese Teile aber, wie bei den meisten räuberischen Käferlarven, bei Betrachtung von der Dorsalseite des Kopfes nicht zu erkennen. Über ihren Verbleib wird bei Besprechung der Mundregion Rechenschaft gegeben werden. Zuvor habe ich noch über den Hals der Larve Einiges mitzuteilen, da dieser in seinem vorderen Teile morphologisch noch zum Kopfskelet, und zwar wegen seiner Verbindung mit der Labio-Maxillarplatte zum 5. und 6. Kopfsegment zu rechnen ist.

Der Hals der Larve ist eine zartwandiger, mit zahlreichen kleinen conischen Cuticularerhebungen bedeckter Hautschlauch, welcher die eigentliche Kopfkapsel mit dem Prothorax verbindet. Die Insertionsstellen des Halses am Prothorax und an der Kopfkapsel sind aus dem Frontalschnitt (Textfig. 17 *a*) und dem Sagittalschnitt (Textfig. 30) zu ersehen. Besonderes Interesse verdient die Insertion an der Kopfkapsel.

Man ersieht aus der Textfig. 17, welche den Kopf in fast vollständig

in den Prothorax zurückgezogenem Zustand darstellt, daß die die Kopfkapsel auskleidende Hypodermis sich am Hinterhauptsloch nach

Textfig. 17 *a*.

Horizontalschnitt durch die Kopfkapsel in Höhe der Augen, durch den Hals und den Prothorax. *Co.*, Hals (gehört morphologisch teils zum Kopf, teils zum Prothorax); *do.*, *Retr.Cap.*, dorsale Retraktoren des Kopfes; *Eph.*, Epipharynx; *H.Lo.*, Hinterhauptsloch; *Hyp.*, Hypodermis; *Labr.*, Labrum; *l. G.ph. + Ca*, linkes Ganglion pharyngeale + Corpus allatum; *Oc.*, Ocellum; *Occ.*, Occiput; *O. G.*, Oberschlundganglion; *Pha.*, Pharynx; *Proth.*, fester, nicht einstülpbarer Teil des Prothorax; *r. G.ph. + Ca.*, rechtes Ganglion pharyngeale + Corpus allatum; *Ri.M*, Ringmuskeln des Halses; *U*, Umbiegestelle der Hypodermis am Hinterhaupt; *, hintere Ansatzstelle des Halses — Hals als physiologisch einheitliches Gebilde aufgefaßt —; **, vordere Ansatzstelle des Halses.



Textfig. 17 *b*.

Schnitt durch die Haut des Halses. *Bm.*, Basalmembran; *gesch.Cu.*, geschichtete Cuticula; *Grzl.*, Grenzlamelle; *Hyp.*, Hypodermis; *Hyp.K.*, Hypodermiskern. *K.Sch.*, körnige Schicht. Zeiss Oc. 2. Obj. A. Z.-App. Zeiss Oc. 2. H.-Imm. 1/12. Z.-App.

außen und vorn umschlägt und der Hypodermis der Kopfkapsel parallel verläuft. Die Cuticula zwischen der so entstandenen Hypodermisfalte

ist bis zum Punkte × × einheitlich, sie ist als ein Verschmelzungsprodukt der beiden gegenüberliegenden Cuticulen anzusehen. (Ähnlich einer Sehnenbildung bei Arthropoden.) Oralwärts von jenem Punkte trennen sich die verschmolzenen Cuticulen und zugehörigen Hypodermisflächen wieder, der innere Teil gehört zur Kopfkapsel, der äußere zum Hals.

Die Cuticula der Kopfkapsel ist übrigens, worauf schon früher hingewiesen war, so weit sie nicht mit der Halscuticula verwachsen ist, dunkel pigmentiert, dagegen ist sie im Hinterhauptsgebiet, wo die beiden Cuticulen verwachen sind, heller. Es erlangt dieser Teil also, da er nicht ans Tageslicht tritt, vielmehr gewissermaßen eine innere Skeletbildung vorstellt, trotz seiner Dicke, nur eine schwache Pigmentierung.

Der sehr lange und dehnbare Halsteil ermöglicht in Gemeinschaft mit bestimmten Muskeln eine außerordentliche Beweglichkeit der Kopfkapsel. Durch Blutdruck und circuläre Muskeln des vorderen Halsabschnittes (Textfig. 17 *Ri.M*) kann Hals und Kopf außerordentlich weit hervorgestreckt werden. Dieser Zustand tritt z. B. ein, wenn die Larve einen Biß in den Tentakel einer Schnecke ausführen will, oder wenn sie ihre Beute aufspürt. Bei Beunruhigung dagegen, bei starken mechanischen oder chemischen Reizen, ferner auch bei der Nahrungsaufnahme wird der Kopf unter den Prothorax, ja sogar in diesen hinein zurückgezogen (s. Textfig. 2), so daß auch bei Betrachtung von der Ventralseite nur die Spitzen der Mundteile zu sehen sind. Beim Zurückziehen der Kopfkapsel wird der Halsteil handschuhfingerartig nach innen eingestülpt, wie aus Textfig. 17 *a* ersichtlich. Es spielen bei der Einstülpung einmal Muskeln mit, welche von dem hinteren Teil der Kopfkapsel aus zum Prothorax ziehen; solche paarige Muskeln befinden sich sowohl auf der Dorsal- (Textfig. 17 *a*, *do.Retr.Cap.*) als auf der Ventralseite vor. Andre Retraktoren spannen sich zwischen Hals und Prothorax (s. Fig. 17 *Retr.Co.''*) aus, diese, wie die vorigen, vermögen zweifellos auch den ausgestreckten Kopf bei einseitigem Zuge seitwärts, bzw. auf- und abwärts zu bewegen. Endlich wirken beim Zurückziehen des Kopfes noch zarte Muskelfasern mit, welche zwischen Kopfkapsel und Halsteil ausgespannt sind (*Retr.Co.'*).

Die Fähigkeit der Larve, den Kopf sehr tief in den Prothorax zurückzuziehen, wird übrigens durch die oben beschriebene Verwachsung des Halses mit der Cuticula der Kopfkapsel wesentlich gesteigert. Denn durch diese Einrichtung wird es den kräftigsten Retraktoren, denen, welche zwischen Kopfkapsel und Prothorax ausgespannt sind, ermöglicht, ihre vorderen Insertionspunkte möglichst weit nach vorn

zu verlagern, sie werden länger und damit ist ein tieferes Zurückziehen der Kopfkapsel zu erreichen.

Mundraum.

Nachdem ich jetzt das Wesentlichste über die eigentliche Kopfkapsel und den Halsteil gesagt zu haben glaube, wende ich mich nunmehr der Beschreibung der Mundregion zu, welche merkwürdige, mit dem eigentümlichen Nahrungserwerb unsrer Larve in Zusammenhang stehende Verhältnisse zeigt. Sucht man an unsrer Larve mit Lupe oder Mikroskop den Mund, ferner den Kopfschild und die Oberlippe oder auch den gelenkkopftragenden basalen Teil der Mandibeln, so wird man von diesen Dingen an der äußerlich zutage liegenden Kopfkapsel zunächst nichts finden. Erst das genauere Studium der Anatomie des Kopfes auf Schnitten und an geeigneten Isolierungspräparaten bringt die Aufklärung, daß die erwähnten Teile hier eine so merkwürdige Verlagerung weit hinter und unter den Vorderrand des Kopfes und teilweise auch eine Umbildung erfahren haben. Es herrschen in dieser Beziehung hier wiederum Verhältnisse, welche an die bei der *Dytiscus*-Larve erinnern.

Man findet bei näherer Untersuchung zwischen dem Vorderrande des Frontale und der dorsalen Fläche der Mandibeln einen breiten, niederen Spalt, der den Eingang bildet zu einem breiten, aber flachen, sich weit nach rückwärts erstreckenden Raum. An der Begrenzung dieses Raumes beteiligen sich nun die bei oberflächlicher Untersuchung nicht zu sehenden Teile, die Oberlippe mit Epipharynx, die basalen Teile der Mandibeln und der Hypopharynx. In der Mitte des Hintergrundes des Raumes befindet sich nun auch der außerordentlich enge Eingang zum Pharynx, welcher von vielen Autoren als eigentlicher Mund definiert wird. Ich will den vor dem Pharynxeingang gelegenen breiten Raum fortan als Mundraum bezeichnen, er entspricht dem von E. Bugnion (in Langs Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere) als Sinus labropharyngeus bezeichneten Raume.

Dorsal wird der Mundraum unsrer Larve von einer Platte begrenzt, die nach meiner Auffassung dem Labrum einschließlich des Epipharynx entspricht. Das Gebilde stellt eine äußerst kompliziert gebaute Platte vor, welche vorn mit dem Frontale in einer scharfen, den Vorderrand des Kopfes bildenden Kante zusammenstößt und von dort aus in der aus den Figuren 3—8, Taf. IX ersichtlichen Weise weit nach hinten und etwas nach unten gekrümmt ist. Auf den komplizierten Bau und die vermutliche Entstehung der Platte aus einer typischen

Oberlippe wird später eingegangen werden. Die von der Oberlippe gebildete Wölbung enthält auf der Ventralseite einen Abschluß, einen Boden, durch den Hypopharynx und die basalen Teile der Mandibeln, welche sich mit den Seitenrändern der Oberlippe verbinden. Im äußersten Hintergrunde des Mundraumes übernimmt der Hypopharynx die ventrale Begrenzung allein, nach vorn zu wird er mehr und mehr durch die basalen Teile der Mandibeln ersetzt. Nach den bisherigen allgemeinen Vorbemerkungen über die Lage des Mundraumes und die ihn begrenzenden Teile muß ich nunmehr etwas genauer auf den Bau der letzteren eingehen. Um mit dem einfacheren zu beginnen, will ich zunächst den Hypopharynx besprechen.

Der Hypopharynx bildet, wie man am besten auf mit Kalilauge behandelten Totalpräparaten oder an Häutungsstücken erkennt, ein an seiner Basis breites, vorn spitz auslaufendes, zungenförmiges, rings mit kurzen Haaren bedecktes Stück, das etwas über den Vorderrand der Kopfkapsel frei hinausragt (s. Textfig. 31 *Hyp.ph.*). Indem er sich nach hinten verbreitert, geht er schließlich in den Boden des Vorderpharynx über. Das ist fast alles, was sich am Totalpräparat mit Sicherheit feststellen läßt. Um genauere Kenntnis von seinem Bau und um klare Vorstellung über seine Beteiligung an der Bildung des Mundraumes zu erlangen, sind Querschnittserien unerläßlich.

Auf einem unmittelbar vor der Mundöffnung gelegenen, also durch den hinteren Teil des Mundraumes geführten Querschnitt sieht man, daß der dorsale Teil des Hypopharynx hier eine breite, flache Mulde bildet (s. Fig. 7 *Hyp.ph.*, Taf. IX). Diese bildet die unmittelbare Fortsetzung des etwas tiefer ausgehöhlten muldenförmigen Bodens des Vorderpharynx. Wir bemerken auf unserem Querschnitt ferner, daß von dem dorsalen muldenförmigen Teil des Hypopharynx jederseits ein äußerst kräftiger Fortsatz entspringt, der sich mit der oben besprochenen ventro-medianen Längsleiste der Kopfkapsel-Hemisphäre verbindet. Es wird hierdurch der Boden des Vorderpharynx fest, aber doch ein wenig gelenkig mit der Kopfkapsel verbunden (man ersieht das aus Fig. 7, Taf. IX, wo die biegsamen Chitinteile grau, die starren schwarz dargestellt wurden). Ein wenig nach vorn von dem eben besprochenen Querschnitt wird der gesamte Mundraum und gleichzeitig auch der Hypopharynx breiter (s. Fig. 6, Taf. IX). Seine freie Oberfläche zeigt fünf niedrige Leisten, eine spitzere mediane und je zwei stumpfere seitliche. Hinsichtlich der feineren Struktur des Hypopharynx macht sich ein Unterschied gegenüber dem vorigen Schnitt bemerkbar. Während er auf diesem nur aus festem, gelben, weder mit Hämatoxylin noch Eosin färbbaren Chitin be-

stand, besteht er jetzt nur noch in der tieferen Lage aus solchem, über dieser Lage dagegen aus einer mächtigen Schicht biegsamen, von Fasern durchsetzten Chitins[1], das sich intensiv mit Hämatoxylin färbt. Dieses Chitin gewinnt nach vorn zu immer mehr das Übergewicht und bleibt schließlich allein bestehen. Man darf hieraus wohl auf eine große Biegsamkeit des vorderen Hypopharynx schließen.

Geht man vom letzten Querschnitt noch weiter nach vorn, so verschmälert sich der Hypopharynx und wird gleichzeitig etwas höher, man kommt dann an die Stelle, wo er als ein freies Zäpfchen sich vom Grunde des Bodens des Mundvorraumes abhebt und demzufolge auf Querschnitten isoliert erscheint (wie in Fig. 4 u. 3*a*—*c*, Taf. IX). Auf seiner Dorsalseite zeigt sich jetzt eine tiefe mediane Rinne, welche sich nach der Spitze zu immer mehr vertieft und verbreitert, so daß die Querschnitte durch die Hypopharynxspitze etwa halbmondförmig werden.

Hinsichtlich der inneren Struktur der Hypopharynxspitze ist noch bemerkenswert, daß dieselbe keine Hypodermiszellen mehr aufweist, sondern ein solides Zäpfchen aus jenem oben beschriebenen, sich mit Hämatoxylin intensiv färbenden biegsamen Chitin vorstellt. Die Hypodermiszellen verschwinden schon etwa an jener Stelle, wo sich der Hypopharynx vom übrigen Kopfskelet abschnürt.

An der Oberfläche des Hypopharynxzäpfchens fallen zahlreiche kurze Borsten auf, welche dasselbe ringsum bedecken und nur im Rinnenteil spärlicher sind oder fehlen.

Wir sehen, daß im äußersten Hintergrunde des Mundraumes der Hypopharynx dessen ventrale Begrenzung allein bildet. In demselben Maße, als der Hypopharynx sich aber nach vorn zuspitzt, nehmen die basalen Teile der Mandibeln mehr und mehr Anteil an dieser Begrenzung. Unmittelbar vor dem Pharynxeingang begrenzen Teile der Mandibeln den Mundraum zunächst nur lateral, während der Hypopharynx allein ihn ventral, die Oberlippe und der Epipharynx ihn dorsal begrenzen (s. Fig. 7, Taf. IX). Der Teil der Mandibeln, welcher hier auf unserm Schnitt zur lateralen Begrenzung des Mundraumes beiträgt, ist unansehnlich, er gehört zum Sehnenansatz des Schließers der Mandibel (Fig. 7, Taf. IX, *Mdb.Se.*). Dieser besteht am Lumen des Mundvorraums aus biegsamem, sich mit Hämatoxylin bläulich färben-

[1] Die merkwürdige Lagerung der Chitinschichten an dieser Stelle — unten hartes, oben biegsames Chitin — ist wohl so zu erklären, daß das letztere sich von der Spitze des Hypopharynx aus, die gänzlich aus biegsamem Chitin besteht, durch eine Art Faltung rückwärts auf das harte, gelbe Chitin auflagerte.

den Chitin, gerade so wie die sich anschließenden Teile der Oberlippe und des Hypopharynx. Gegen das Körperinnere nimmt die Sehne dagegen keinen Farbstoff mehr auf, sie besteht hier aus sprödem, von Natur gelbem Chitin (auf Fig. 7 schwarz dargestellt).

Geht man von dem Querschnitt (Fig. 7) weiter nach vorn, so geht der Sehnenansatz in ein ansehnlicheres basales Stück der Mandibeln über, das ich wegen seines Reichtumes an Borsten als »Bürstenstück« bezeichne. Dieses springt, wie Fig. 6, Taf. IX zeigt, keilförmig medianwärts und gleichzeitig ein wenig ventralwärts in den Mundraum vor. Es besteht ebenso wie die angrenzenden Partien des Hypopharynx und der Oberlippe aus biegsamem Chitin. Von der Oberseite des Bürstenstückes, besonders aber von seinem lateralen Rande entspringen lange starre Borsten, auf deren Stellung und Bedeutung später eingegangen werden soll.

Ein wenig weiter nach dem Kopfrand zu von dem eben besprochenen Querschnitt tritt eine schon auf diesem angedeutete Trennung der Mandibelbasis von Hypopharynx ein, dieser schnürt sich in der früher angegebenen Weise als ein freies Zäpfchen ab. Beide Teile sind aber nur durch einen schmalen Spalt (s. Fig. 5, Taf. IX) voneinander getrennt, der durch zahlreiche Haare und Borsten gesperrt wird, so daß der Mundraum auch hier, unter gewissen Bedingungen wenigstens, ventralwärts so gut wie abgeschlossen ist. Die Mandibelbasis ist jetzt wesentlich anders gestaltet als zuvor. An Stelle des schmalen Bürstenstückes findet man jetzt jederseits die breiteren, stärker chitinisierten Basalteile der Mandibeln vor, zwischen denen die Hypopharynxspitze zu liegen kommt. Die Dorsalseite der Mandibeln, welche für die Begrenzung des Mundraumes allein in Betracht kommt, ist in dieser Region vollständig glatt und erlangt nun eine wichtige Bedeutung dadurch, daß sich an ihrem lateralen, an die Oberlippe angrenzenden Teile der für den Nahrungserwerb unsrer Larve so wichtige Mandibelkanal anlegt. Derselbe beginnt, wie Fig. 4, Taf. IX zeigt, zunächst als weite offene Rinne, wenige 10 μ-Schnitte weiter distal hat er sich aber schon zu einem vollständigen Kanal geschlossen (s. Taf. IX, Fig. 3*a Mbd.Ka.*).

Nachdem ich jetzt den von Hypopharynx und Mandibelbasis gebildeten Boden des Mundraumes beschrieben habe, gehe ich nunmehr zur Besprechung des von der Oberlippe + Epipharynx gebildeten Daches des Raumes über.

Die Oberlippe bildet, wie schon erwähnt, eine Platte, welche vorn in einer scharfen Kante mit dem Frontale zusammenstößt und von hier aus gewölbeartig weit rückwärts und ein wenig nach unten in der

aus der Fig. 3—8, Taf. IX ersichtlichen Weise gebogen ist. Von der Ventral- oder Dorsalseite am Totalpräparat betrachtet, zeigt die Platte ungefähr den Umriß eines Antiparallelogrammes, dessen große Parallelseite mit dem Vorderende des Frontale zusammenfällt.

In der Medianlinie der Oberlippe sieht man schon auf Totalpräparaten eine starke Chitinleiste, diese gabelt sich an ihrem Hinterende und die beiden Gabeläste gehen schließlich in das Chitingerüst des Vorderpharynx über. Vorn endigt die Leiste in Form eines kleinen, über den Kopfrand ein wenig hinausragenden Rostrums, an dessen Bildung auch das Frontale beteiligt ist (vgl. die Textfig. 20 u. 31). Der in Rede stehende mediane Teil der Oberlippe ist der Epipharynx, über dessen komplizierten Bau uns nur das Studium von Querschnitten Klarheit gibt.

Auf dem schon früher betrachteten, unmittelbar vor dem Pharynxeingang gelegenen Querschnitt Fig. 7, Taf. IX sieht man deutlich, daß die Oberlippe in dieser Region aus drei nebeneinander liegenden Abschnitten besteht, einem unpaaren medianen und zwei sich daran anschließenden lateralen. Der uns zunächst interessierende mediane Teil ist der Epipharynx (*Eph.*), er erscheint hier im Querschnitt als eine ungefähr parabolische, ventralwärts offene Falte aus elastischem Chitin, deren freie Ränder sich dem Hypopharynx dicht anlegen. Im Scheitel der Epipharynxfalte oder der Epipharynxrinne, wie ich fortan sagen werde, erhebt sich, dorsalwärts gerichtet, eine aus gelbem, starren Chitin bestehende Leiste, welche ich als Epipharynxkiel bezeichne, es ist die Leiste, welche wir vorhin schon auf dem Totalpräparat bemerkten. Diese soll nun zuerst vollständig besprochen werden, später werde ich zur Epipharynxrinne zurückkehren.

Auf den ein wenig caudalwärts von dem eben betrachteten Querschnitt gelegenen Schnitten kontrollieren wir zunächst die schon auf dem Totalpräparat gemachte Beobachtung, daß der Epipharynxkiel sich schließlich rückwärts in zwei Leisten gabelt, welche sich auf die dorsale Wandung des Vorderpharynx fortsetzen (s. Fig. 7 *Eph.L.*, Taf. IX). Man kann den medianen Teil der Oberlippe daher mit vollem Recht als »Epipharynx« bezeichnen.

Geht man von dem unmittelbar vor der Mundöffnung gelegenen Querschnitt in der Serie etwas nach vorn zu, so wird der Epipharynxkiel noch bedeutend höher als er vorher war, er bildet eine sehr hohe, schmale, am Ende scharf zugespitzte, in den Kopfraum hineinragende Leiste aus starrem Chitin (s. Fig. 6 *Eph.K.*, Taf. IX). Noch weiter nach vorn, etwa in der mittleren Region des Mundraumes, verändert

sich das Bild des Epipharynxkieles insofern, als er etwas niedriger, dafür aber, besonders an seiner Basis, um so breiter wird (s. Fig. 5, Taf. IX). Nahe am Vorderrande des Kopfes wird er dann allmählich wieder schmaler und seine dorsale Kante verwächst schließlich mit dem Frontale (s. Fig. 4, Taf. IX) und bildet mit diesem gemeinsam eine kleine rostrumartige Spitze am mittleren dorsalen Vorderrande der Kopfkapsel.

Untersuchen wir nach Erledigung des Pharynxkieles nunmehr an den gleichen Querschnitten die Epipharynxrinne in ihrem proximal-distalen Verlaufe. Auf dem unmittelbar vor dem Pharynxeingang gelegenen Querschnitt (Fig. 7, Taf. IX), ist die Epipharynxrinne recht ansehnlich, indem ihre Ränder hier lang sind und divergieren. Weiter nach vorn zu verengert sich das Lumen jedoch immer mehr dadurch, daß die Rinnenränder sich verkürzen und sich gegen einander krümmen, wodurch der Querschnitt der Rinne etwa hufeisenförmig wird (s. Fig. 6 *Eph.Ri.*, Taf. IX). Das Rinnenlumen ist zunächst aber immer noch ziemlich ansehnlich, je weiter man aber nach dem Kopfrand zugeht, desto enger wird es, schließlich verschwindet es gänzlich, so daß die Rinne also vorn blind endigt.

Die Rinne ist unter gewissen Bedingungen — wenn sich nämlich die am Hypopharynx und Labrum bzw. Epipharynx inserierenden Muskeln nicht kontrahieren — auch ventral abgeschlossen, sie steht aber durch zahlreiche seitliche Spalten mit dem Mundraum in dauernder Verbindung. Das kommt auf folgende merkwürdige Weise zustande. Im äußersten Hintergrund des Mundraumes berühren, wie wir bereits sahen, die Ränder der Epipharynxrinne den Hypopharynx unmittelbar, dadurch wird das Lumen der Rinne ziemlich gut gegen die beiden seitlichen Räume des Mundraumes abgeschlossen (s. Fig. 7, Taf. IX).

Ein wenig weiter vor dem Pharynxeingang erreichen die eigentlichen Ränder der Rinne den Hypopharynx nicht mehr unmittelbar. Dafür steht jetzt aber auf jedem Rinnenrande eine Reihe dicht aufeinanderfolgender, nach vorn winkelig gebogener Härchen, welche mit ihrer Spitze den Hypopharynx in der aus der Fig. 8, Taf. IX (*Ri.H.*) ersichtlichen Weise berühren. Dazu kommt noch weiter folgende Komplikation. Die Härchen sind, wie aus Fig. 8 und Textfig. 19 zu sehen, in ihrem distalen Teile ringsum mit zahllosen außerordentlich feinen distalwärts divergierenden Chitinfiederchen versehen (diese werden erst bei Anwendung starker Systeme deutlich sichtbar). Da, wie gesagt, die Härchen dicht aufeinanderfolgen, verflechten sich die

Fiederchen je zweier aufeinander folgender Härchen miteinander, und es entsteht so auf jeder Seite der Epipharynxrinne ein ganzes Band aus verflochtenen Härchen, welches den Hypopharynx berührt und die Epipharynxrinne hier abdichtet. Die Abdichtung besteht aber nur in der distalen Hälfte der Härchen, wo die Verflechtung vermittelst der Fiederchen stattfindet. In der proximalen Hälfte der Härchen fehlen die Fiederchen, und so bleiben hier zwischen je zwei Härchen lange schmale Spalten, wie das auf Fig. 8, Taf. IX (*Ri.H*) deutlich zur Anschauung kommt. Im ganzen finden sich auf jeder Seite etwa 40 solcher Spalten vor. Die Spalten stellen, wie weiter unten genauer gezeigt werden wird, die Eingänge zu Kanälchen dar, welche von der Epipharynxrinne aus nach den lateralen Partien des Mundraumes führen.

Ich muß jetzt noch die bisherigen Angaben über den ventralen Abschluß der Epipharynxrinne vervollständigen. Wir sahen, daß im hinteren Teil des Mundraumes die Ränder der Epipharynxrinne selbst, etwas weiter nach vorn die Spitzen der Rinnenhärchen den Hypopharynx erreichen und so den ventralen Abschluß der Rinne ermöglichen. Noch weiter vorn im Mundraum aber steht die Epipharynxrinne in keiner Berührung mehr mit dem Hypopharynx, da sich die Rinnenränder verkürzen und da sich die ganze Rinne mit der Oberlippe gemeinschaftlich aufwärts krümmt (s. Fig. 4 u. 5, Taf. IX). Der ventrale Abschluß der Rinne kommt in dieser Region nunmehr dadurch zustande, daß die beiden auf den Rinnenrändern befindlichen Härchenreihen ventral- und medianwärts konvergieren und sich miteinander verflechten.

Nachdem ich jetzt das Wichtigste über den medianen Teil der Oberlippe, den Epipharynx, gesagt habe, gehe ich nunmehr zur Beschreibung der lateralen Teile der Oberlippe über, die ich in folgendem kurz »Seitenplatten« bezeichne.

Es sei zunächst noch einmal daran erinnert, daß die ganze Oberlippe (einschließlich des Epipharynx) vom Frontale aus rückwärts und etwas nach unten gekrümmt ist. Außer dieser Krümmung zeigen die Seitenplatten auch Krümmungen in der transversalen Ebene, und zwar sind diese im hinteren Teile des Mundraumes etwas anders als im vorderen Teile.

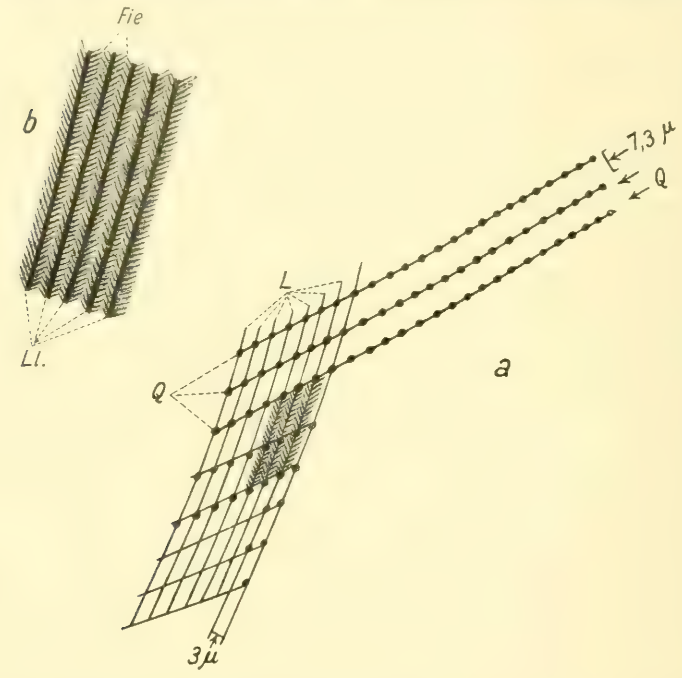
Unmittelbar vor dem Pharynxeingang schließen sich die Seitenplatten jederseits an die Ränder der Epipharynxrinne derart an, daß sie von diesem aus zunächst ziemlich stark aufwärts und nach außen gekrümmt sind, um sich dann ventralwärts umzubiegen und mit der Mandibelbasis gelenkig zu verbinden (s. Fig. 7, Taf. IX). Die Seiten-

platten bilden hier mit der Mandibelbasis und dem sich an diese anschließenden Teil des Hypopharynx jederseits von der Epipharynxrinne einen gegen die letztere abgegrenzten Raum, den ich kurz »Seitenraum« des Mundraumes bezeichne (s. Fig. 5 u. 6, Taf. IX, *S.R.*). Die Seitenräume sind hinten im Mundraum relativ eng gegenüber der geräumigen Epipharynxrinne (s. Fig. 7, Taf. IX). Weiter nach vorn zu ändert sich dies aber bald, indem die Epipharynxrinne enger wird, die Seitenräume sich dagegen verbreitern. Gleichzeitig ändert sich auch die Lage der Seitenplatten. War ihr medianer Rand im Hintergrund des Mundraumes tief ventralwärts bis zum Hypopharynx herabgebogen (s. Fig. 7, Taf. IX), so wird diese Krümmung nach vorn zu immer geringer, so daß die Seitenplatten nahe dem Kopfrand schließlich mit dem basalen Teil des Epipharynx gemeinsam eine fast ebene Platte bilden (s. Fig. 5, Taf. IX).

Was die Struktur der Seitenplatten anbetrifft, so ist bemerkenswert, daß sie im wesentlichen aus biegsamen, von zahlreichen Fasern durchsetzten, sich mit Delaf.-Hämatoxylin intensiv blau färbenden Chitin bestehen. Nur im vorderen Mundraum wird dieses Chitin von einer Lage starren, von Natur gelben, mit Hämatoxylin nicht färbbaren Chitins überlagert, welches sich vom basalen Teil des Epipharynxkieles aus seitlich erstreckt (s. Fig. 5, Taf. IX).

Eine äußerst komplizierte und physiologisch daher wohl auch wichtige Einrichtung befindet sich auf der Oberfläche der Seitenplatten der Oberlippe. Während die Seitenplatten lateral, in der der Mandibelbasis benachbarten Region vollkommen glatt sind (man vgl. die Figg. 3*a*, 4—6, Taf. IX), ist der übrige Teil bis zum Epipharynx von einem wundervollen System von Härchen bedeckt, welche den gleichen Bau besitzen, wie die auf der Epipharynxrinne stehenden vorhin beschriebenen Härchen. Die Härchen sind auf den Seitenplatten reihenartig angeordnet derart, daß sie feine Kanälchen erzeugen, welche sich an die zwischen den »Rinnenhärchen« des Epipharynx befindlichen vorhin besprochenen Spalten anschließen und von dort aus zu den lateralen Teilen des Mundraumes führen. Infolge dieser Einrichtung kann der von der Larve zum Töten der Beute benutzte Mitteldarmsaft, welcher vom vorderen Pharynx in die Epipharynxrinne gelangte, in die seitlichen Teile des Mundraumes und damit in die dort befindlichen Öffnungen der Mandibelkanäle gelangen. Doch untersuchen wir nach dieser kurzen Bemerkung über die wahrscheinliche Bedeutung der »Oberlippenkanälchen« erst einmal genauer, in welcher Weise diese von den Härchen gebildet werden.

Wie man bei starker mikroskopischer Vergrößerung schon an geeigneten Totalpräparaten erkennt, schließen sich an jedes der auf den Rändern der Epipharynxrinne stehenden Härchen, (s. Textfig. 20) seitlich lange Reihen von ähnlich gebauten, jedoch kleineren Härchen an. Die Länge der großen Rinnenhärchen (s. Textfig. 19) beträgt bei einer erwachsenen Larve etwa 80—90 μ, die sich an diese anschließenden Härchen



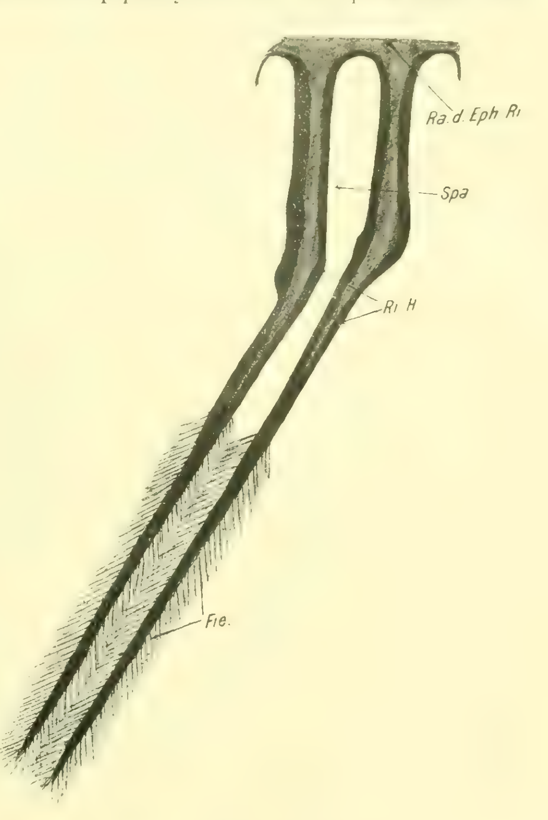
Textfig. 18*a* und *b*.

a, Zeigt die Anordnung der Oberlippenhärchen in Querreihen (*Q*) und Längsreihen (*L*). ZEISS Oc. 1; Tbl. 155. H.-Imm. 1/12. — *b*, Dadurch, daß Härchen benachbarter Querreihen sich mit ihrem distalen Teile überlagern, entstehen scheinbare Längsleisten (*Ll*). Zwischen diesen befindet sich ein dichtes Flechtwerk, erzeugt von den Fiederchen (*Fie*) des distalen Teiles der Härchen. ZEISS Oc. 4. Tbl. 155. H.Imm. 1/12.

nehmen mit der Entfernung von der Epipharynxrinne kontinuierlich bis zu einer bestimmten Grenze hin an Größe ab, von der an sie dann ungefähr gleich lang (etwa 15 μ) bleiben. Die in Abständen von ungefähr 7,5 μ aufeinanderfolgenden, untereinander parallelen Härchenreihen stehen, wie Textfig. 20 zeigt, schräg zum Epipharynx, und zwar sind sie von diesem aus ein wenig nach hinten gerichtet. Im ganzen zählt man etwa 40 solcher Reihen auf jeder Seite. Die vorderen Reihen besitzen eine größere Anzahl (30—40) von Härchen als die

hinteren und sind, da die Härchen überall in Abständen von etwa 3—4 μ nebeneinander stehen, dementsprechend länger als die hinteren Reihen.

Die Härchen der Seitenplatten besitzen dieselbe winkelig gebogene Form wie die Härchen auf der Epipharynxrinne. Ihr proximaler Teil steht annähernd senkrecht zur Oberfläche der Seitenplatten, ihr distaler, gefiederter Teil dagegen ist unter stumpfem Winkel nach vorn geknickt, beachtenswert ist, daß diese gefiederten Härchenspitzen nicht senkrecht, sondern ein wenig schräg zu den Härchenquerreihen stehen, derart, daß sie annähernd parallel zur Medianebene gerichtet sind.

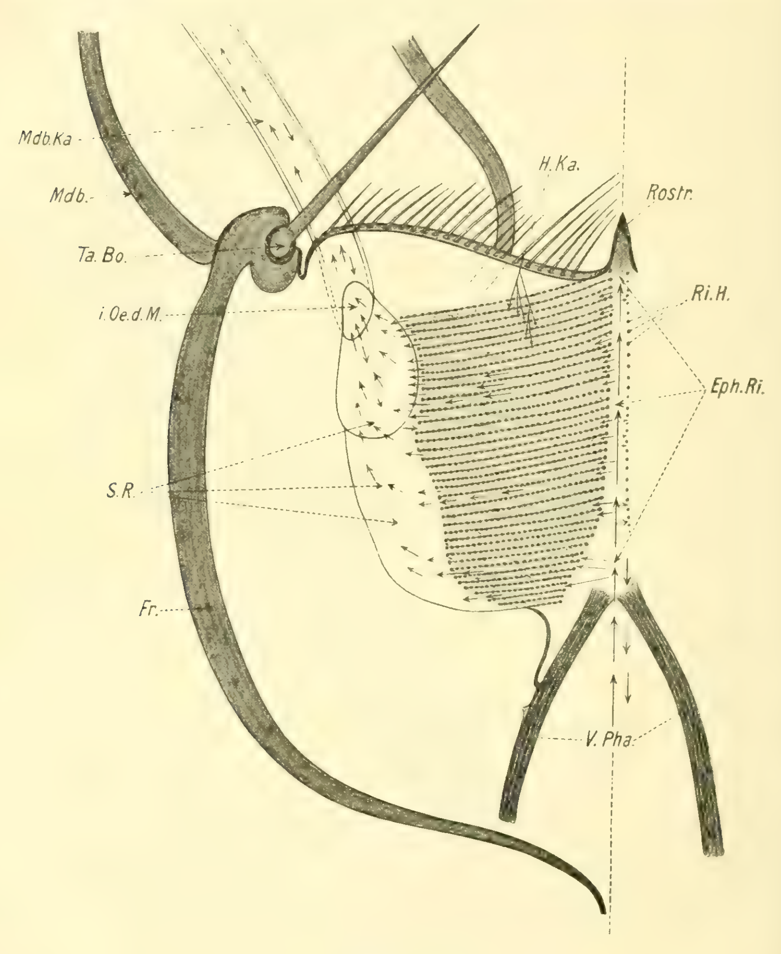


Textfig. 19.

Zwei aufeinanderfolgende Härchen vom Rande der Epipharynxrinne (»Rinnenhärchen«). *Eph.Ri.*, Ein Stück des Chitins der Epipharynxrinne; ***Fie.***, Fiederchen der Haare; ***Ri.H.***, Rinnenhärchen; *Spa.*, Spalt zwischen den Rinnenhärchen, welcher in ein Oberlippenkanälchen führt. Zeiss Compens. -Oc. 12. Tbl. 155. H.-Imm. 1/12.

Die genauere mikroskopische Untersuchung ergibt weiter, daß die Härchen außer in Quergleichzeitig auch in Längsreihen stehen (s. Textfig. 18 *a*). Stellt man an Totalpräparaten unter Anwendung starker Systeme und intensiver Beleuchtung auf die gefiederten Spitzen der Härchen ein, so nimmt man feine, untereinander parallele, zu den Querreihen schräggestellte Längsleisten wahr, welche durch feinste Fiederchen mit einander verflochten sind (s. Textfig. 18*b*). Diese Längsleisten kommen, wie Sagittalschnitte durch die Oberlippe lehren, dadurch zustande, daß immer der nach vorn geknickte distale Teil eines Härchens einer hinteren Reihe den

distalen Teil eines Härchens der nächst vorderen Reihe teilweise überlagert, indem sich dieses wiederholt, erhält man bei Betrachtung des Härchensystemes von der Fläche den Eindruck von Längsleisten.



Textfig. 20.

Schematisches Übersichtsbild über das System der Oberlippenkanälchen und ihre Verbindung mit der Epipharynxrinne bzw. dem Pharynx und den Mandibelkanälen. Es ist nur die linke Oberlippe, Mandibel usw. gezeichnet. Die Oberlippen- und Epipharynxrinnenhärchen sind als Punkte angedeutet, von dem dorsal über der Oberlippe gelegenen Frontale sind nur die Umrisse dargestellt. *Eph.Ri.*, Epipharynxrinne; *Fr.*, Frontale; *I.Oe.d.Mdb.,Ka.* innere Öffnung des Mandibelkanales; *Mdb.*, Mandibel; *Mdb.Ka.*, Mandibelkanal; *Ol.Ka.*, Oberlippenkanälchen; *Ri.H.*, Härchen der Epipharynxrinne; *Rostr.*, Rostrum; *S.R.*, Seitenraum des Mundraumes; *Ta.Bo.*, Tastborste des Frontale; *V.Pha.*, Wandung der Vorderpharynx.

Erwägt man, daß jedes Härchen des Systems — abgesehen von dem peripheren Härchen — sowohl mit den benachbarten Härchen

derselben Querreihe als mit den benachbarten Härchen der nächstvorhergehenden und denen der nächstfolgenden Querreihe vermittelst der Fiederchen verflochten ist, so leuchtet ein, daß das ganze System der Härchen ein einheitliches dichtes Flechtwerk bildet. Dadurch werden die zwischen den basalen Teilen der Härchen je zweier Querreihen befindlichen langen Spalträume, die Oberlippenkanälchen, ventralwärts abgedichtet, so daß Flüssigkeit (Darmsecret), welche aus der Epipharynxrinne in sie gelangt, wie in kleinen geschlossenen Röhrchen nach den seitlichen Teilen des Mundraumes zufließen und damit beim Biß in die Mandibelkanäle gelangen kann.

Die ganze so komplizierte Einrichtung der Epipharynxrinne und der sich an diese anschließenden Oberlippenkanälchen steht im Dienste des Nahrungserwerbes, und zwar dient sie, nach meiner Auffassung speziell dazu, das giftige Darmsecret nach der Mandibelbasis zu leiten (vgl. Textfig. 20).

Nachdem wir jetzt den außerordentlich komplizierten Bau des Mundraumes und der ihn begrenzenden Teile kennen gelernt haben, können wir uns am Schluß dieses Kapitels wohl noch der Frage zuwenden, aus welchen Ursachen und in welcher Weise wohl die Verlagerungen und Umgestaltungen im Bereich der Mundregionen entstanden sind. Man muß diese Fragen, glaube ich, im engsten Zusammenhang mit der Ausbildung der für den Nahrungserwerb unsrer Larve so wichtigen Mandibelkanäle betrachten. Da durch diese der Beute Darmsecret injiziert, wahrscheinlich auch ein Teil der Nahrung aufgenommen wird, so mußte es wohl von Vorteil sein, wenn die Mandibelbasis, an welcher der Mandibelkanal beginnt, möglichst nahe an den Pharynxeingang verschoben wurde. Nur aus diesem Grunde läßt sich eigentlich verstehen, daß die Artikulation der Mandibeln so weit hinter und unter den Vorderrand des Kopfes verlagert wurde, wie es für unsre Larve zutrifft. Die Verlagerung der Mandibeln nach rückwärts wird nun auch von Einfluß auf die ihnen benachbarte Oberlippe gewesen sein. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die letztere bei der Rückwärtsverlagerung der Mandibeln auch mit rückwärts gezogen wurde und daß hierbei aus einer gewöhnlichen Oberlippe jene kompliziert gebaute Platte hervorging, die wir bei Besprechung des Mundraumes kennen gelernt haben. Für die Ableitung dieser Platte aus einer typischen, eine Hautduplikatur bildenden Oberlippe kämen vor allen zwei Möglichkeiten in Betracht. Es könnte einmal die gesamte Oberlippe allmählich nach rückwärts gebogen und hierbei gleichzeitig die hintere Fläche derselben allmählich reduziert worden sein, so daß nur die vor-

dere Fläche übrig blieb. Eine derartige Umbildung nimmt RUNGIUS für die ebenfalls nur eine einfache Platte bildende Oberlippe der *Dytiscus*-Larve an (vgl. die Fig. 30a—c von RUNGIUS). Es wäre aber auch sehr wohl möglich, daß die hintere Wandung der Oberlippe nicht reduziert wurde, daß sie vielmehr allmählich bei der Rückwärtsverlagerung in eine Ebene mit der vorderen Wandung der ursprünglichen Oberlippe gelangte, indem durch fortgesetzte Zugwirkung während der Embryonalentwicklung der Winkel zwischen der vorderen und der hinteren Wand immer stumpfer wurde, und schließlich ganz ausgeglichen wurde.

Was aus dem Clypeus bei den Umbildungen in der Mundregion geworden ist, läßt sich kaum noch ermitteln. Vielleicht wurde er ganz reduziert, vielleicht verschmolz er aber auch mit dem Frontale zu einem einheitlichen Stücke.

Die Augen.

Wie bei allen Lampyridenlarven und den Larven verwandter Familien (z. B. denen der Driliden, Canthariden), ist bei unsrer Larve jederseits am vorderen lateralen Teil der Kopfkapsel nur ein großes Ocellum vorhanden, dessen genauere Lage aus Textfig. 16 (*Oc.*) ersichtlich ist.

Der von außen sichtbare Teil der Cornea des Ocellums erscheint bei Aufsicht kreisrund und hat bei einer erwachsenen Larve etwa einen Durchmesser von 80 μ. Während die eigentliche Cornea hell und vollständig durchsichtig ist, ist das sie einfassende Chitin pigmentiert, und zwar ist es caudalwärts mehr schwärzlich, oralwärts dagegen mehr gelblich. Auf horizontalen und queren Achsenschnitten zeigt das Auge annähernd Kugelform, nach dem Opticuseintritt zu spitzt es sich jedoch etwas zu. Das ganze Auge wird gegen die Leibeshöhle abgeschlossen durch die Fortsetzung der kernhaltigen Neurilemmhülle des Opticus, welche sich vorn an der Grenze der Hypodermis- und Corneazellen teils mit der Basalmembran der ersteren, teils mit dem Cornearand zu verbinden scheint.

Das eigentliche Auge unsrer Larve besteht aus Cornea, Retina und der eben erwähnten Hülle. Die erstere stellt auf Achsenschnitten durch das Auge eine dicke, biconvexe, beinahe kugelige Linse vor, deren innere Komponente stärker gekrümmt ist als die äußere. Der inneren Oberfläche der Cornea liegen die Corneagenzellen unmittelbar an, welche erstere erzeugten. Die Corneagenzellen sind wie die peripher an sie angrenzenden Hypodermiszellen pigmentlos, als Iris wirkt in unsrem Fall nur das pigmentierte Chitin, welches die Cornea einfaßt.

Auf die Corneagenzellen folgt nach innen zu die Retina, die bei unserer Form nur aus langen Sehzellen (ohne besondere Pigmentzellen) besteht. Diese Zellen besitzen in ihrem etwas erweiterten basalen Teil einen chromatinarmen Kern und eine außerordentlich dichte innere Hülle aus schwärzlich-bräunlichen Pigmentkörnchen. Rückwärts verlängern sich die Sehzellen in eine Nervenfaser, welche noch innerhalb des distalen Teiles des Opticus mit einer deutlichen dünnen Pigmentlage umgeben ist. An den pigmentierten Teil der Sehzellen schließt sich nach vorn der lange, nicht pigmentierte mit Rhabdomen versehene Teil an, welcher bis zu den Corneagenzellen reicht. Eine befriedigende Klarheit über den Bau des stäbchentragenden Teils der Sehzellen vermochte ich nicht zu erhalten, weil diese außerordentlich dünn und nicht scharf gegeneinander abgegrenzt sind: besonders erschwert wird das Studium noch dadurch, daß zwischen die distalen Enden der Sehzellen Fortsätze der Corneagenzellen einzudringen scheinen.

Ein Vergleich der Ocellen der *Lampyris*-Larve mit denen anderer Insekten ergab, daß dieselben die größte — natürlich auf Convergenz beruhende — Ähnlichkeit mit dem von Linck abgebildeten Lateralocellum von *Pemphigus fraxini* besitzen. In beiden Fällen ist die biconvexe Linse von einer pigmentierten Cuticula (Iris) eingefaßt, während die Hypodermiszellen pigmentfrei sind. In beiden Fällen besteht die Retina nur aus Sehzellen, welche in ihrem basalen kernhaltigen Teil eine innere Pigmenthülle besitzen. Auch das Vorhandensein langer dünner Rhabdome tragender Endabschnitte der Sehzellen und die Tatsache, daß die Corneagenzellen Fortsätze zwischen die distalen Teile der Sehzellen entsenden, deckt sich in beiden Fällen.

Was die physiologische Leistung des Auges unsrer Larve anbetrifft, so dürfte dieselbe ziemlich hoch stehen. Die stark gekrümmte Convexlinse wird ein lichtstarkes Bild naher Gegenstände hervorbringen, das von den zahlreichen, dicht gedrängt stehenden und sehr langen Stäbchen der Retina percipiert wird. Wenn man beobachtet, mit welcher Präzision die Larve bei ihren Angriffen auf Schnecken ihre Bisse in die Augententakeln anbringt, so möchte man kaum bezweifeln, daß sie die letzteren deutlich unterscheidet.

Die Antennen.

Die Antennen der *Lampyris*-Larve sind, wie die aller Käferlarven, sehr kurz. Sie bestehen nur aus zwei Gliedern, auf der Endscheibe des 2. Gliedes sitzen aber noch zwei kurze, sogenannte »Afterglieder« auf (s. Textfig. 16 u. 21), wie solche bei Käferlarven schon mehrfach be-

schrieben wurden; das Nähere hierüber findet man in KOLBEs Einführung und bei BERLESE.

Das 1. Glied (*An*[1] Textfig. 16) ist durch eine lange, umfangreiche Gelenkhaut (*Gel.* Textfig. 16) mit der Kopfkapsel verbunden. Diese Gelenkhaut besteht aus zartem, hellen, von kleinen bräunlich pigmentierten Wärzchen bedeckten Chitin, das an allen gelenkigen Hautstellen der Larve vorkommt. Durch die am 1. Antennenglied inserierenden Retractoren der Antennen kann die basale Gelenkhaut wie ein Handschuhfinger eingestülpt werden, hierbei wird die ganze Antenne so weit ins Innere zurückgezogen, daß nur noch ihre mit Geruchsorganen versehene Spitze von außen sichtbar ist. Das Vorstrecken der Antennen aus diesem Zustand wird durch Blutdruck bewirkt.

Im ausgestreckten Zustande könnte man die Gelenkhaut wohl für ein besonderes Basalglied halten. Gegen eine solche Annahme spricht aber u. a. der Vergleich mit den nahestehenden *Cantharis*-Larven, bei welchen sich nur zwei deutliche Glieder und eine ganz unbedeutende kurze Gelenkhaut findet. Man wird also wohl annehmen dürfen, daß die Gelenkhaut bei der *Lampyris*-Larve in Anpassung an ihre Lebensweise eine so mächtige Ausbildung erfahren hat. Die Antennen können und müssen, wenn sie bei der Nahrungsaufnahme, bei welcher die Larve mit dem ganzen Kopf im Schneckenfleisch wühlt, nicht störend wirken sollen, ins Innere durchgezogen werden, und eben dies wird durch die lange, einstülpbare Gelenkhaut und durch die am 1. Antennenglied inserierenden Retractoren ermöglicht.

Das 1. Antennenglied ist etwas länger als das zweite, seine Form und relative Größe ist aus Textfig. 16 ersichtlich. Es besitzt, im Gegensatz zur biegsamen Gelenkhaut, feste Wandungen, was sich auch in seiner braunen Pigmentierung ausspricht, hell und etwas biegsamer sind nur die beiden Enden des Gliedes.

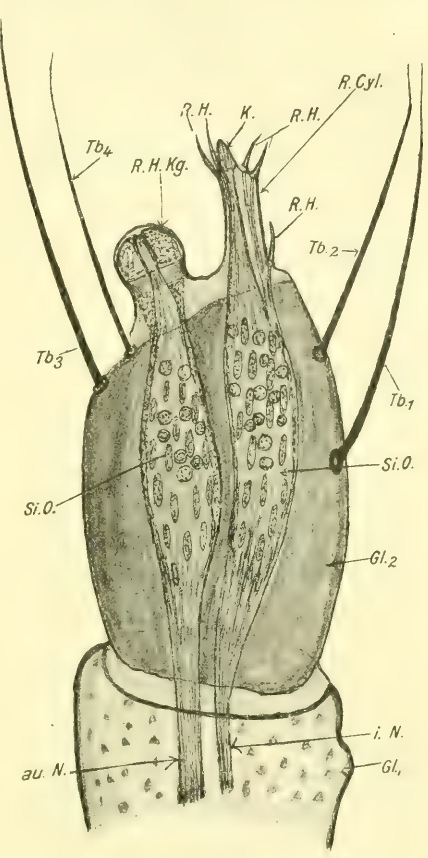
Noch fester sind die Wandungen des ganz dunkel pigmentierten 2. Gliedes (Gl_2, Textfig. 21). Dieses besitzt nur an seinem distalen Ende einen hellen zarthäutigen Teil, die Endscheibe, auf welcher die beiden vorhin erwähnten Afterglieder stehen.

Die Antennen sind bei allen Insekten Träger von Sinnesorganen. An den Antennen der *Lampyris*-Larve kommen außer zahlreichen kleinen gekrümmten, kolbigen Drüsenhärchen, von denen es zweifelhaft ist, ob sie gleichzeitig auch Sinneseindrücke vermitteln, zunächst eine Anzahl Tastborsten vor. Diese sind, wie in andern Körperregionen (Ventralseite des Abdomens, Frontale, Stipes, Submentum usw.), auch an der Antenne konstant in Zahl und Stellung.

Zum 1. Antennengliede gehören vier größere Tasthaare (s. Textfig. 16), sie stehen etwa in einer Höhe rings um den distalen Teil des Gliedes, und zwar folgen sie ungefähr in gleichen Abständen aufeinander.

Zum 2. Gliede gehören ebenfalls vier Tasthaare, von denen drei um das distale Ende herumstehen, eines steht etwas weiter rückwärts (s. Textfig. 21 Tb_{1-4}).

Außer Organen des Tastsinnes kommen an der Antenne stets noch chemische Sinnesorgane vor, diese sind bei unsrer Larve auf den beiden Aftergliedern lokalisiert. Die beiden Afterglieder, deren Beschreibung nunmehr erfolgen soll, sind von recht verschiedener Form, ich möchte das eine als Riechcylinder, das andre als Riechhalbkugel (Textfig. 21 *R.Cyl.* u. *R.H.Kg.*) bezeichnen. Der Riechcylinder steht auf dem dorsomedianen Teil der Endscheibe des 2. Gliedes, die Riechhalbkugel auf dem ventrolateralen Teile derselben. Ich will hier nicht unerwähnt lassen, daß manche Autoren, vor allem KOLBE, in den bei Käfern vorkommenden Aftergliedern der Antenne rudimentäre Glieder erblicken. KOLBE nimmt sogar an, daß, wenn sich zwei derartige Bildungen nebeneinander befinden, eine Bifurcation der Antenne vorläge, welche der an der ersten Antenne mancher Decapoden homolog wäre. Diese Homologisierung ist ein sehr heikles Ding. Nach der Ansicht der meisten Morphologen ist die Antenne der Insekten den 1. Antennen der



Textfig. 21.
Das zweite oder Endglied der Antenne mit den beiden »Aftergliedern«, dem Riechcylinder und der Riechhalbkugel. Nach einem Totalpräparat gezeichnet. *au.N.*, äußerer Ast des Antennennerven; *Gl.*1, 2, Glieder der Antenne; *i.N.*, innerer Ast des Antennennerven; *K.*, Kegel; *R.Cyl.*, Riechcylinder *R.H.*, Riechhärchen; *R.Hkg.*, Riechhalbkugel; *Si.O.*, Sinnesorgan; *Tb.*1—4, die vier großen Tastborsten des Endgliedes. ZEISS Oc. 3. Obj. C. Z.-App.

Krebse homolog. Zweifelhaft ist nun aber doch, ob die kurzen, weniggliedrigen Antennen der Larven der holometabolen Insekten einen ursprünglichen Zustand vorstellen oder einen sekundär abgeänderten. Das letztere scheint mir bei Berücksichtigung der Verhältnisse bei Hemimetabolen, Apterygoten und Myriopoden das Wahrscheinlichere. Aus diesem Grunde und aus anderen Bedenken möchte ich die Afterglieder der Käferlarven nicht als Bildungen ansehen, welche der Bifurcation der Decapoden-Antennula homolog sind.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung des Riechcylinders über. Dieser stellt, von außen betrachtet, bei einer Larve von etwa 2 cm Länge ein etwa 56 μ hohes Chitincylinderchen dar, mit einem mittleren Durchmesser von etwa 25 μ. Es ist dunkelbraun pigmentiert, nur an seiner Spitze pigmentlos.

Seinem Bau nach stellt der Riechcylinder keinesfalls ein modifiziertes Haar vor, denn er trägt selbst mehrere feine innervierte Härchen; er ist vielmehr nur eine cylindrische Erhebung des Integumentes und gehört in die Gruppe jener dornartigen Bildungen, wie sie z. B. auf der Haut der *Vanessa*-Raupen vorkommen. O. Schenk hat ähnliche Sinneshärchen tragende Erhebungen von den Antennen der Schmetterlinge genauer beschrieben; die Sinneshärchen selbst, welche auf solchen Erhebungen stehen, bezeichnet er als Sensilla styloconica.

Am distalen Ende des Riechcylinders unsrer Larven stehen vier solcher Härchen (Textfig. 21 *R.H.*). Sie sind etwa 25 μ lang, glashell und besitzen außerordentlich dünne Wandungen. Sie werden von je einer Sinneszelle versorgt. Bei Anwendung der Immersionslinse konnte ich schon an Totalpräparaten deutlich sehen, wie an die Basis jedes der Härchen nur ein einziger feiner, schlauchförmiger Sinneszellfortsatz herantritt. Da sich in der Umgebung des Endschlauches keine Spur von einer andern Zelle nachweisen ließ, so wird man wohl annehmen müssen, daß die Sinneszelle das an ihrem Ende liegende Härchen selbst erzeugt hat, daß dieses also das eigentliche Ende der Sinneszelle selbst vorstellt.

Außer den eben erwähnten vier Riechhärchen am Ende des Cylinders steht dort noch ein kurzer breiterer (Textfig. 21 *K.*) Kegel. Dieser ist, wie die Härchen, unpigmentiert, er wird von einer größeren Anzahl von Sinneszellen versorgt, deren feine, zu einem Bündel vereinigte Endschläuche in ihm endigen. Derartige Geruchskegel wurden z. B. von W. Nagel auch auf dem letzten Antennenglied mancher Raupen gefunden und abgebildet.

Betreffs der Funktion der feinen Sinneshärchen und des kleinen

Kegels bin ich der Ansicht, daß es sich um Geruchsorgane handelt. Hierfür spricht besonders die fast verschwindend feine Wandung der Härchen und des Kegels, welche im Gegensatz zur dicken Wandung der Tasthaare für Gase und gelöste Stoffe leicht durchgängig sein muß.

Etwas lateral und ventral von dem Riechcylinder steht die Riechhalbkugel. Sie besteht äußerlich aus einer äußerst dünnwandigen, hellen Chitinhalbkugel, welche auf einem ganz niedrigen, dunkel pigmentierten Chitincylinderchen ruht. Das ganze Gebilde ist bei einer etwa 2 cm langen Larve ungefähr 33 μ hoch, ebenso groß ist sein größter Durchmesser.

Die Riechhalbkugel ist zweifellos wohl aus einem kurzen Riechkegel hervorgegangen. Bei einer *Cantharis*-Larve fand ich den Riechcylinder in ganz ähnlicher Form und Stellung wie bei der *Lampyris*-Larve. An der Stelle aber, wo bei dieser die Riechhalbkugel steht, steht bei *Cantharis* ein Riechkegel auf einem kleinen cylindrischen Aufsatz. Bei der Larve von *Drilus* (spec.?) und *Phausis splendidula* findet man an Stelle der Riechhalbkugel ein längliches, etwa zuckerhutartig zugespitztes Gebilde. Man kann sich leicht vorstellen, daß aus einem solchen durch Abrundung der Spitze allmählich ein halbkugelähnliches Gebilde hervorgehen konnte.

Die Riechhalbkugel dient zur Aufnahme zahlreicher, zu einem Bündel vereinigter Sinneszellschläuche, und zwar liegen diese alle dicht um die Achse der Halbkugel gruppiert.

Wie schon gesagt wurde, verlaufen in der Antenne zwei sensorische Hauptnervenstämme, von denen der mediane die Hauptmasse seiner Fasern an den Riechcylinder abgibt, während der laterale zur Riechhalbkugel zieht. In ziemlich großer Entfernung von dieser fasert sich der letztere Nerv an einer Gruppe von Sinneszellen (Fig. 21 *Si.O.*) auf, die ihre distalen Fortsätze dann in die Halbkugel entsenden.

Die Sinneszellen selbst sind spindelförmig und besitzen einen chromatinarmen, bläschenförmigen Kern. Ihr distaler, in die Halbkugel eindringender Teil ist sehr dünn, seine zarten, stark lichtbrechenden Wandungen scheinen aber doch recht fest zu sein, sie bestehen wahrscheinlich aus Chitin.

Die einzelnen Sinneszellen sind bis zum proximalen Teil des distalen Abschnittes (Endschlauches) von Hüllzellen umschlossen. Außerdem wird der ganze Komplex der Sinneszellen vom Nerveneintritt bis in die Halbkugel hinein noch von großen modifizierten Hypodermiszellen (Stützzellen?) eingeschlossen, welche granuliertes Plasma und einen großen chromatinreichen Kern besitzen.

Die distalen Enden dieser Stützzellen, wie ich sie bezeichnen will, scheinen an der Wandung der Halbkugel radiär angeordnet zu sein, aber so, daß der axiale Teil der Halbkugel für die Endschläuche der Sinneszellen bleibt. Die radiären Vorsprünge der Stützzellen färben sich mit Delaf.-Hämatoxylin intensiv dunkelblau, wie es die unmittelbar über der Hypodermis liegenden Schichten der Cuticula meistens tun.

Die Mandibeln.

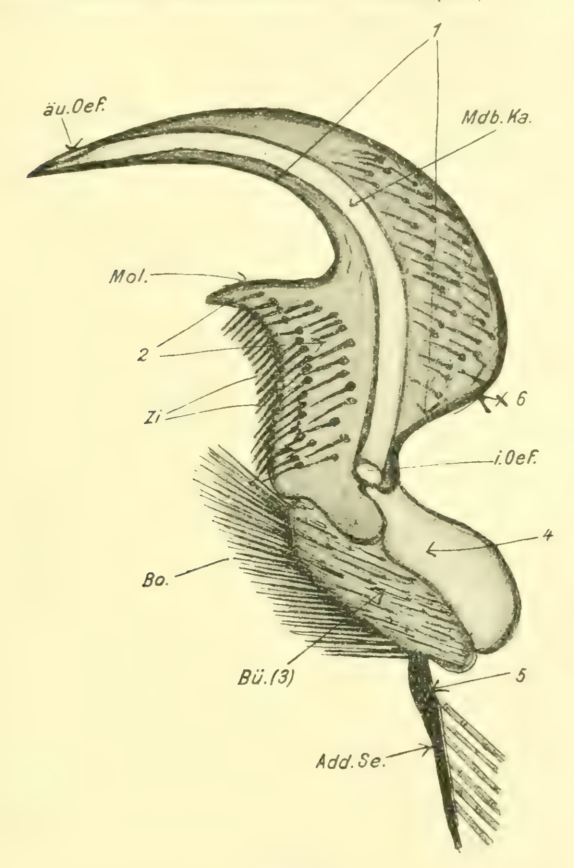
Die Mandibeln der Larven von *Lampyris noctiluca* spielen, wie schon in der Einleitung erwähnt, hauptsächlich dadurch eine wichtige Rolle, daß durch ihre Vermittlung der Beute (den Schnecken) Darmsecret beim Biß injiziert wird, das die Lähmung bzw. den Tod derselben herbeiführt. Außerdem wirken die Mandibeln vielleicht auch als Saugrohre bei der Aufnahme des zähflüssigen Nahrungsbreies in den Pharynx mit.

Betrachtet man die Mandibeln am lebenden oder fixierten Tiere, so sieht man, selbst wenn sie so weit als möglich aus dem Mundraum hervorgestreckt sind, nur ihren mittleren und distalen Teil. Sie erscheinen dann als stark chitinisierte sichelförmig gekrümmte Gebilde, die sich im Ruhezustand an der Spitze überkreuzen (s. Textfig. 16 *Mdb.*). Um auch die Mandibelbasis zu sehen, muß man Isolierungspräparate der Mandibeln herstellen. Es ist dies in unsrem Falle etwas schwierig, weil die Mandibeln eben nicht, wie bei den meisten Käfern und deren Larven, vorn am seitlichen Kopfrande eingelenkt sind, sondern weit hinter und unter demselben im Hintergrunde des Mundraumes articulieren, wie schon bei Besprechung des letzteren gezeigt wurde. Vor allem ist bei der Präparation darauf zu achten, daß die mächtige Sehne des Adductors mit an ihr bleibt, da man nur dann den ganzen basalen Teil derselben vor sich hat. An einem vollständigen Isolierungspräparat der Mandibeln, wie es Textfig. 22 darstellt, lassen sich nun folgende Regionen unterscheiden:

1. Ein vorderes Stück, mit dem großen, sichelförmig gekrümmten Zahn an der Spitze, welcher zum Einschlagen in die Beute dient. Es entspricht Berleses »Pezzo col dente apicale esterno«.

2. An den basalen Teil des vorderen Stückes schließt sich medianwärts ein mit einem starken median vorspringenden Chitinzahn (*Mol.* Textfig. 22) versehenes Stück an, das von einem Teil der Autoren als Molar, von anderen als Galea (= lobus externus) bezeichet wird. Ich wähle die erste Bezeichnung. (Berlese bezeichnet den entsprechenden Teil: »Pezzo molare«.)

3. An den Molar setzt sich rückwärts ein durch starke Chitinborsten ausgezeichnetes, flaches ovales Stück an, das ich vorläufig wegen seines Reichtums mit Borsten »Bürstenstück«[1] nenne (*Bü*).



Textfig. 22.

Vollständig isolierte Mandibel der Larve von der Dorsalseite gesehen. *Add. Se.*, Sehne des Adductors; *äu.Oef.*, äußere Öffnung des Mandibelkanales; *Bo*, Borsten; *Bü*, Bürstenstück; *i.Oef.*, innere Öffnung des Mandibelkanales; *Mab.Ka.*, Mandibelkanal; *Mo.*, Molar; *Zi*, Chitinzinken; *, Insertionsstelle der Abductorsehne. Die Bedeutung der Ziffern 1—5 ist aus dem Text zu ersehen. ZEISS Oc. 1. Tbl. 155. Obj. C. Z.-App.

4. Das Bürstenstück und der basale Teil des Molar gehen lateralwärts in eine biegsame im Gegensatz zu den vorigen Stücken nicht pigmentierte Lamelle über, die seitlich in die Oberlippe übergeht.

[1] E. BUGNION beschreibt bei *Creophilus villipennis*, einem Käfer aus der Familie der Staphylinidae, ebenfalls eine »Bürste« hinter dem Molar. Ich bin indessen nicht ganz sicher, ob diese dem Bürstenstück an der Mandibel der *Lampyris*-Larve entspricht.

5. Das Bürstenstück geht rückwärts unmittelbar in die mächtige Sehne des Adductors der Mandibeln über, welche fast den ganzen Kopfraum durchsetzt (*Add. Se.*).

6. Als letzter Teil wäre die schwächer entwickelte Sehne des Abductors zu nennen. Ihre Anhaftungsstelle befindet sich an der basalen, lateralen Ecke des unter 1. beschriebenen Hauptstückes.

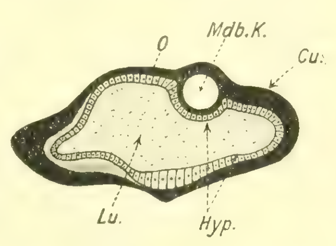
Einzelne Teile der Mandibel besitzen eine glatte Oberfläche ohne Haar- und Borstenbildungen, andre sind mit solchen reichlich versehen. Zu ersteren gehören die Sehnen, ferner die zum Einschlagen in die Beute dienende Spitze des Hauptstückes und schließlich die unter 4. beschriebene Lamelle, welche mit den Mandibelkanälen in Verbindung steht.

Sehr starke und physiologisch wichtige Borstenbildungen zeigen der Molar und das Bürstenstück. Auf der Innenkante des Molars, etwas basalwärts von dem großen Zahn steht eine Reihe starker, medianwärts gerichteter, starrer Chitinzinken (*Zi.*, Textfig. 22), auch weiter lateralwärts stehen deren zahlreiche, jedoch nicht so regelmäßig angeordnete Zinken. Bemerkenswert ist ferner, daß die Ventralseite des Molar und des lateral angrenzenden Hauptstückes reichlicher mit Borsten versehen ist als die Dorsalseite. Vielleicht arbeiten diese Borsten der Ventralseite gemeinsam mit den Borsten der 1. Maxille bei der Nahrungsaufnahme.

Das Bürstenstück ist dicht mit etwas schlankeren Borsten besetzt, die meisten von ihnen sind schräg nach vorn und in der Mehrzahl etwas nach oben gerichtet. Besonders große Borsten stehen am Medianrande des Stückes, sie stehen hier bei geschlossenen Mandibeln unter etwa 45° etwas aufwärts gegen die Mediane gerichtet und stoßen hier an die oben beschriebene Epipharynxrinne des Mundraumes an. Die beiden Bürstenapparate spielen wahrscheinlich sowohl bei der Nahrungsaufnahme als bei der Entleerung von Darmsecret in die Mandibelkanäle (beim Biß) eine Rolle. Bei der Nahrungsaufnahme dürften sie — vergleichbar zwei kräftigen Pinseln — den zähflüssigen Nahrungsbrei dem Pharynxeingang zuführen. Beim Biß kämen sie meiner Ansicht nach hauptsächlich dann zur Wirkung, wenn die Epipharynxrinne nicht auf dem Hypopharynx ruhen sollte. Sie würden dann das in den Mundraum entleerte Secret der Mandibelbasis zuleiten.

Was die Mandibeln der Larve vom *Lampyris n.* nun besonders charakterisiert, ist der schon mehrfach erwähnte Chitinkanal, welcher auf ihrer Dorsalseite etwa halbkreisförmig verläuft (s. Textfig. 16 und 22 *Mdb.Ka*). Der Kanal beginnt weit hinten im Mundraum zunächst

als offene Rinne, die sich jedoch bald schließt. Der geschlossene Kanal verläuft zunächst auf der Grenze von Stück 1 und 2 und dann weiterhin in der Mandibelspitze. Das Lumen des Kanales ist fast während seines ganzen Verlaufes gleich weit, nur nach seinem distalen Ende verjüngt es sich ein wenig. Man sieht den Kanal außerordentlich deutlich schon auf Totalpräparaten, so daß es mich eigentlich gewundert hat, daß NEWPORT von ihm gar nichts erwähnt. Um vollkommene Klarheit über den Bau des Kanales zu erlangen, muß man Querschnitte zu Hilfe nehmen. Wir sehen auf solchen (s. Textfig. 23), daß es sich um einen im Querschnitt kreisrunden vollkommen geschlossenen Kanal handelt. Ontogenetisch ist derselbe zweifellos aus einer Rinne entstanden, deren Ränder sich allmählich geschlossen haben. Auf vielen Schnitten lassen sich noch Spuren davon erkennen, daß die Rinne durch Verschmelzung der einander entgegenwachsenden Rinnenränder sekundär geschlossen wurde. Man darf daraus wohl folgern, daß die Larven der Vorfahren der Lampyrinen noch offene Rinnen besessen haben[1].



Textfig. 23.
Querschnitt durch die Mandibelbasis einer 1,2 cm langen Larve. *Cu.*, Cuticula; *Hyp.*, Hypodermis; *i*, innen; *Lu.*, Lumen; *o*, oben; *Mdb.Ka.*, Mandibelkanal. ZEISS Oc. 2. Obj. C. Z.-App.

Es bliebe jetzt noch Einiges über das proximale und das distale Ende des Mandibelkanales zu sagen. Distal endigt derselbe unmittelbar vor der Mandibelspitze mit einer schmalen, elliptischen, am Außenrande gelegenen Öffnung (s. Textfig. 24). Um die letztere deutlich zu sehen, darf man den Kopf (oder die isolierten Mandibeln) nicht von der dorsalen oder ventralen Seite her, vielmehr von der Seite oder von vorn betrachten, da man nur dann auf die Öffnung des Kanales blickt. Am bequemsten erreicht man das, wenn man eine Larve mit ausgestrecktem Kopf in seitlicher Lage in einem Uhrglasschälchen unter Alkohol oder verdünntem Glyzerin bei mittlerer Vergrößerung mikroskopisch betrachtet. Man wird dann

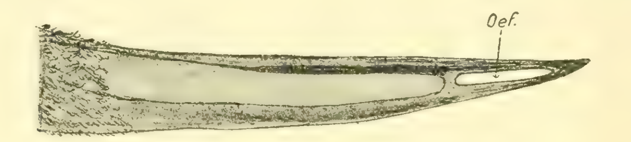
[1] Auf der Dorsalseite der Mandibeln der Dytiscidenlarven verläuft ein ähnlicher Kanal wie bei den Lampyrinenlarven, derselbe ist jedoch dorsalwärts nicht vollkommen abgeschlossen, vielmehr besteht hier noch ein feiner Spalt. Durch Übereinandergreifen der Rinnenränder ist aber trotzdem auch hier für einen genügenden Abschluß gesorgt.

Übrigens haben sich die Mandibelkanäle in beiden Gruppen unabhängig voneinander zu ihrer jetzigen Vollkommenheit entwickelt.

direkt auf den äußeren Rand einer der beiden Mandibelspitzen blicken und zwar, da die Mandibeln sich normaler Weise stets kreuzen, auf den linken, wenn das Tier auf der rechten Seite liegt und umgekehrt — und wird dann die schmale, längliche, hell erscheinende Öffnung wahrnehmen.

Der proximale Teil des Mandibelkanales geht ein wenig distal vom Vorderende des Bürstenstückes aus dem geschlossenen Zustand ziemlich jäh in den halbgeschlossenen rinnenförmigen Zustand über. Die Rinne ist zunächst noch tief, basalwärts wird sie allmählich flacher und geht dann in jene flache muldenförmige Lamelle über, die als ein modifizierter Teil der Mandibelbasis beschrieben wurde und die der Ansammlung des Darmsecretes und dessen Zuleitung in die Kanäle dient.

Nun mögen noch einige Angaben über die Gelenke und Muskeln der Mandibeln folgen. Bezüglich der Mandibelgelenke der Insekten



Textfig. 24.

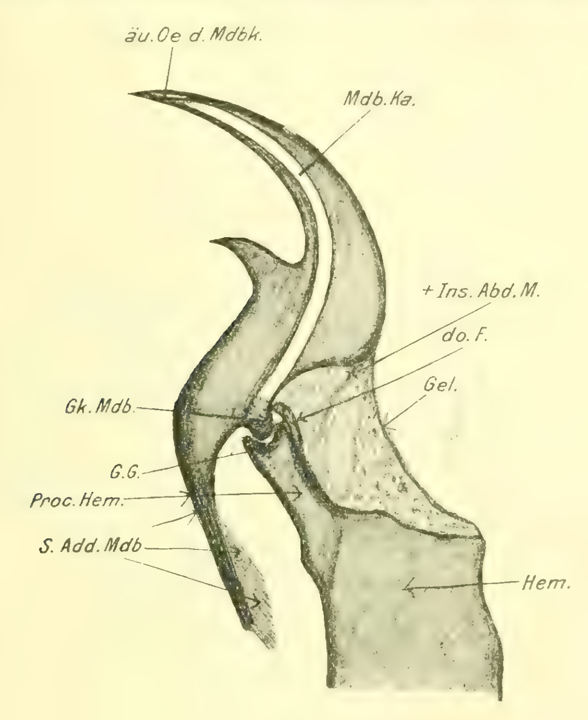
Die Öffnung (*Oef*) des Mandibelkanales an der Spitze der Mandibel von oben betrachtet. Freihändig gezeichnet, sehr stark vergr.

findet man in der Literatur fast allgemein die Angabe, daß zwei Gelenke, ein dorsales und ein ventrales, vorhanden seien. Bei der *Lampyris*-Larve findet man aber nur ein typisches Gelenk, das dem ventralen Gelenk der Autoren entspricht. Dasselbe besteht aus einem kurzen kräftigen, kugeligen Zapfen der Mandibel (*Gk.Mdb.* Textfig. 25), der in eine kugelige Gelenkpfanne eingreift. Letzterer befindet sich am Ende eines schon früher bei Besprechung der Kopfkapsel erwähnten, dunkel pigmentierten Fortsatzes, der vom ventralen Vorderrande der Hemisphären medianwärts und nach vorn vorspringt.

Nach Böving entspringt bei den *Donacia*-Larven ein Gelenkzapfen (Articular cup) für die Mandibeln von den »Parietalien« (= Hemisphären) aus, welcher dem der *Lampyris*-Larve durchaus homolog ist. Auch Böving findet an der Mandibel seiner Larven nur einen typischen Gelenkkopf.

Von dem erwähnten Fortsatz (*Proc.Hem.* Textfig. 25) aus, den ich früher schon als Processus articulationis mandibulae bezeichnete, erhebt sich dorsolateralwärts noch ein schwächerer Fortsatz (*do.F.*)

der sich mit dem Frontale vereinigt und der an dieser Vereinigungsstelle in eine seichte Ausbuchtung der Mandibeln eindringt. Die ganze Einrichtung entspricht vielleicht dem bei anderen Insekten vollkommener entwickelten dorsalen Gelenk. Sie verstärkt zweifellos auch in unsrem Falle die Articulation, nur möchte ich sie hier wegen des Man-



Textfig. 25.

Das wahre Gelenk der Mandibel von der Ventralseite gesehen. Das Präparat stammt von der abgeworfenen Haut einer älteren Larve. Die Borsten der Mandibel und andre Details sind fortgelassen. *äu.Oe.d.Mdbk.*, äußere Öffnung des Mandibelkanales (die innere ist durch den Gelenkkopf verdeckt); *do.F.*, dorsaler accessorischer Fortsatz des Processus der Hemisphären, welcher zur Verstärkung des Mandibelgelenkes beiträgt; *Gel.*, Gelenkhaut; *G.G.*, Gelenkgrube des Mandibelgelenkes; *Gk.Mdb.*, Gelenkkopf der Mandibel; *Hem.*, vorderer ventraler Teil der Hemisphären der Kopfkapsel; *Proc.Hem.*, Fortsatz des Hemisphären, an dessen Ende sich die Gelenkgrube des Mandibelgelenkes befindet; *S.Add.Mdb.*, Sehne des Adductors der Mandibel; +, Insertionspunkt des Abductors der Mandibel. Zeiss. Oc. 2, Obj. C. Z. App.

gels einer deutlichen Gelenkgrube und eines deutlichen Gelenkzapfens nicht als ein echtes Gelenk der Mandibeln ansprechen, sondern nur als eine Hilfseinrichtung für das ventrale Gelenk. Berlese bringt die untergeordnete Bedeutung des sogenannten dorsalen Gelenkes übrigens auch durch die Bezeichnung »condilo accessorio« zum Ausdruck. Hinsichtlich der beiden Mandibelmuskeln stimmen meine Be-

obachtungen durchaus mit denen andrer Autoren überein. Hervorheben möchte ich nur noch die riesige Entwicklung des Adductors der Mandibel, die verständlich wird, wenn man weiß, daß derselbe bei der über 24 Stunden dauernden Nahrungsaufnahme fast ohne Unterbrechung in Tätigkeit sind.

Anmerkung: 1) Das hier über die Mandibeln der Larve von *Lampyris n.* Gesagte gilt im wesentlichen auch für die Mandibeln der Larven von *Phausis splendidula* und wahrscheinlich für alle Lampyrinenlarven. Auch die stammverwandten, biologisch interessanten, anatomisch noch recht ungenügend untersuchten Larven der Gattung *Drilus*, die sich ebenfalls von Schnecken ernähren, besitzen, wie ich aus einigen Präparaten ersehen habe, einen deutlichen Mandibelkanal.

2) Die Mandibeln der Geschlechtstiere von *Lampyris n.* sind, wie man aus der Textfig. 26*a* ersieht, gänzlich abweichend von denen der Larven gebaut. Sie



Textfig. 26*a* und *b*.

Mandibel *a*) eines ♀ von *Lampyris noctiluca*; *b*) eines ♂ von *Phausis* (*Lampyris*) *splendidula*. ZEISS Oc. 1. Obj. C. Tbl. 155. Z.-App.

sind nicht sichelförmig gekrümmt wie die der letzteren, sondern stellen kurze konische Stümpfe dar. Von einem Mandibelkanal ist an ihnen keine Spur vorhanden. Auch sonst zeigen sie auffallende Unterschiede gegenüber den Larvenmandibeln. Alles in Allem genommen, machen die Mandibeln der Geschlechtstiere einen rudimentären Eindruck, ihre Verkümmerung ist wohl auf Nichtgebrauch zurückzuführen, nach allen meinen Beobachtungen nehmen die Geschlechtstiere keine Nahrung mehr auf. Sicher ist, daß falls bei ihnen wirklich Nahrungsaufnahme stattfinden sollte, dies auf ganz andre Weise vor sich gehen müßte als bei der Larve.

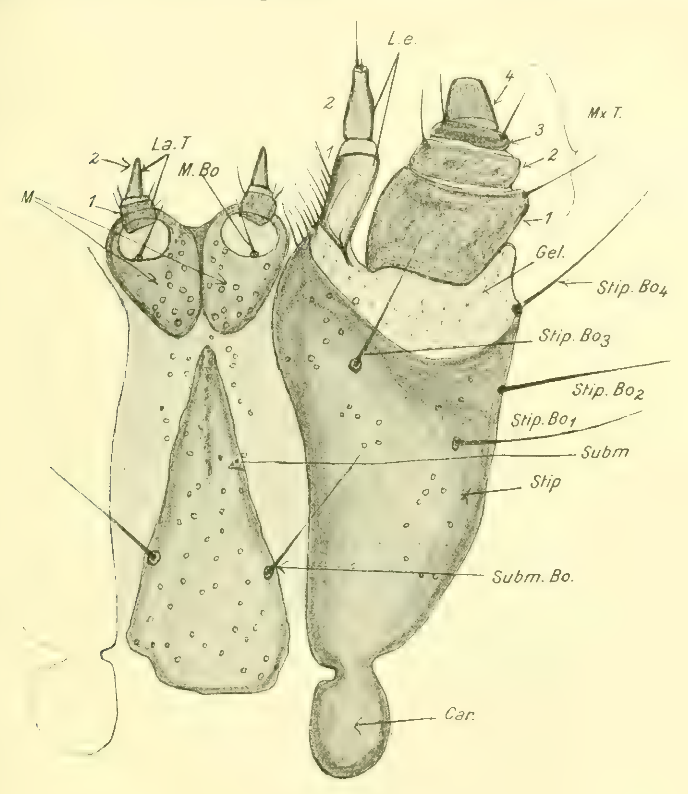
Die Geschlechtstiere mancher andrer *Lampyris*-Arten scheinen dagegen, nach dem Bau ihrer Mandibeln zu urteilen, des Nahrungserwerbes fähig zu sein. So besitzen die Geschlechtstiere von *Phausis splend.* ebenso wie die Imagines andrer verwandter Weichflügler kräftige, sichelförmig gekrümmte Mandibeln (s. Textfig. 26*b*), die zum Zerkleinern von Fleisch geeignet erscheinen. Aber auch hier fehlt ein Mandibelkanal, so daß Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme doch anders als bei den zugehörigen Larven sein müssen.

Die ersten Maxillen.

Die basalen Teile der 1. Maxillen sind mit denen der Unterlippe so verwachsen, daß sie zusammen fast in einer Ebene liegen. Beide,

1. Maxille und Unterlippe, bilden auf diese Weise gemeinsam eine ungefähr quadratische Platte (Labio-Maxillarplatte s. Textfig. 27), welche den größeren Teil der Unterseite des Kopfes einnimmt.

Anmerkung: Derartige Verwachsungen finden sich nicht nur bei andern Larven der Weichflügler, sondern auch bei Larven andrer Käferfamilien und bei Larven andrer Insektenordnungen, nach KOLBE z. B. bei Elateridenlarven und bei den Larven der Trichopteren.



Textfig. 27.

Die Labio Maxillarplatte von der Ventralseite, die rechte 1. Maxille ist fortgelassen. Die Zahlen 1—4 bezeichnen Glieder in proximal-distaler Folge. *Car.*, Cardo; *Gel.*, Gelenkhaut; *La.T.*, Lippentaster; *L.e.*, Lobus externus der ersten Maxille; *M.*, Mentum; *M.Bo.*, Borsten des Mentums; *Mx.T.*, Maxillartaster; *Stip.*, Stipes; *Sti.Bo.1—4*, Borsten des Stipes; *Subm.*, Submentum; *Subm.Bo.*, Borsten des Submentum. ZEISS, Oc. 3. Tbl. 155. Obj. A. Z.-App.

Der kleinere mittlere Teil der Platte wird durch die Basalstücke der Unterlippe, ihre seitlichen Teile werden durch Stücke der 1. Maxillen gebildet. Die Platte ist nach vorn und unten geneigt, sie reicht mit ihren Anhängen über die Mandibelspitzen hinaus, was man besonders deutlich bei seitlicher Ansicht des Kopfes erkennt. Dieses weite Her-

vorstehen der Labio-Maxillarplatte ist durch die außerordentliche Verlängerung der Stipites und der Palpen der 1. Maxillen hervorgerufen und diese wiederum ist begründet durch große Drüsen, welche innerhalb des Stipes und des Maxillartasters liegen. Näheres über den Bau dieser Drüsen, welche ich wegen ihrer Mündung auf der Maxillartasterspitze »Maxillartasterdrüsen« nenne, wird im nächsten Kapitel gesagt werden. Jetzt soll zunächst der Bau der 1. Maxillen kurz besprochen werden. Diese besitzen bei der *Lampyris*-Larve alle für diese Mundgliedmaßen typischen Teile, nämlich Cardo, Stipes, Lobus internus und externus sowie den Palpus maxillaris. Die einzelnen Teile zeigen aber einen sehr verschiedenen Grad der Ausbildung, insofern als Stipes und Palpus, aus dem oben angeführten Grund, sehr ansehnlich entwickelt sind, während die beiden Lobi, besonders der Lobus externus, dagegen unbedeutender erscheinen. Der Lobus internus ist etwas ansehnlicher, er ist jedoch nicht scharf von dem Stammteil abgesetzt und nur von der Dorsalseite her deutlich zu erkennen.

An den einzelnen Teilen der 1. Maxillen ist folgendes noch bemerkenswert:

Die Cardo ist ein kleines, längliches, dunkelpigmentiertes Stück (*Car.* Textfig. 27), an diese setzt sich distalwärts der große, keulenförmige Stipes an (*Stip.*, Textfig. 27).

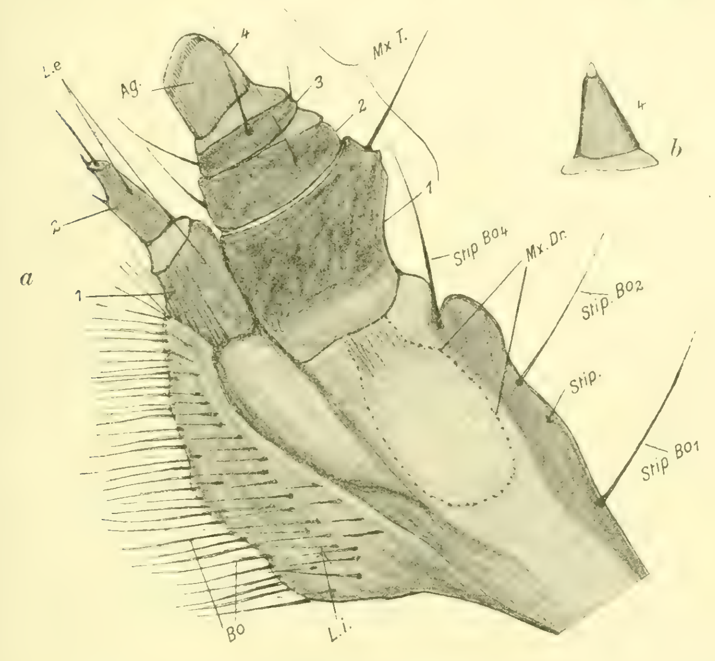
Der distale Teil des Stipes geht in eine zarte, helle Gelenkhaut (*Gel.*) über, welche mit dem Lobus externus und dem Palpus maxillaris in Verbindung tritt.

Der Lobus internus (*L.i.*, Textfig. 28*a*). ist ein ungegliedertes, mit zahlreichen meist medianwärts gerichteten Borsten (*Bo.*) versehenes Stück, welche wohl bei der Nahrungsaufnahme von Bedeutung sind. Er setzt sich an den inneren vorderen Teil des Stipes an, und zwar auf dessen Dorsalseite. Die beiden Stücke sind indessen, wie schon bemerkt, nicht scharf gegeneinander abgegrenzt.

Der Lobus externus (*L.e.*, Textfig. 27 u. 28*a*) articuliert ein wenig distalwärts vom Lobus internus am Stipes. Er besteht, wie bei den meisten anderen Käfern und Käferlarven, aus zwei Gliedern (*1, 2*). Das distale Glied trägt auf seiner Endscheibe eine Tastborste und einen kurzen Chitinkegel (Geruchskegel).

Der sehr kräftige Palpus maxillaris besteht aus 4 Gliedern (*Mx.T. 1—4,* Textfig. 27 u. 28*a*), dieses Verhalten zeigen nach Kolbe übrigens die »Käfer durchweg«. Die 3 ersten Glieder sind schwärzlich pigmentiert, das 4. bräunlich, an der Spitze ist es sogar ganz hell. Das Basalglied ist das größte, es setzt sich breit an den Stipes vermittelst

der oben erwähnten Gelenkhaut an, gewissermaßen dessen Fortsetzung bildend. Es folgt dann das erheblich kürzere 2. und das noch kürzere 3. Glied; das 4. oder Endglied ist schmäler als die beiden vorigen, aber fast so lang als die beiden zusammen. Es endigt mit einer scharfen, schiefabgeschnittenen Kante und besitzt im ganzen etwa Beilform, wie man am besten bei Drehung des ganzen Kopfes unter dem Mikroskop erkennen kann. Die Textfig. 28*a*. zeigt das Endglied bei Betrachtung von der breiten Seite, Fig. 28*b* von der schmalen Seite.



Textfig. 28*a* und *b*.

a) Die erste Maxille von der Dorsalseite gesehen (die Cardo lag nicht mehr im Gesichtsfeld. *b*) Das Endglied des Maxillartasters von der Seite gesehen. 1—4, die Glieder in proximal-distaler Folge. *Ag.*, Ausführungsgänge der Maxillartasterdrüse; *Bo.*, Borsten; *L.e.*, Lobus externus; *L.i.*, Lobus internus; *Mx.T.*, Maxillartaster; *Mx.T.Dr.*, Maxillartasterdrüsen (punktiert); *Stip.*, Stipes; *Stip.Bo.*, Stipesborsten. Zeiss Oc. 3, Obj. A. Z.-App.

Die ersten Maxillen besitzen wie andre Teile des Kopfes und des Hinterleibes charakteristische große innervierte Tastborsten. Der Stipes trägt auf seiner ventralen bezw. lateralen Seite konstant vier große Borsten, deren Stellung aus Textfig. 27 ($StiB_{1-4}$) ersichtlich ist. Ferner tragen die drei ersten Glieder des Palpus maxillaris etwas kleinere, aber immerhin noch ansehnliche innervierte Borsten, nur das Endglied entbehrt der Borsten und andrer Haarbildungen vollständig.

Das erste Glied besitzt am äußeren Vorderrande eine größere Borste (s. Textfig. 27 u. 28*a*), außerdem auf der Dorsal- und Ventralseite mehrere kleinere (in der Textfig. 27 u. 28*a* nicht dargestellt).

Das 2. Glied hat eine Borste auf seiner Innenseite, drei auf der Dorsalseite.

Das 3. Glied trägt auf der Dorsalseite zwei größere Borsten, zwischen denen zwei kleinere stehen, ventral trägt es mehrere kleinere Borsten.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der in der 1. Maxille gelegenen Maxillartasterdrüsen über.

Maxillartasterdrüsen.

Es wurde schon vorhin erwähnt, daß die so kräftige Entwicklung des Stipes und des Palpus der 1. Maxille auf die Ausbildung großer, in diesen Teilen liegender Drüsen, der Maxillartasterdrüsen, zurückzuführen ist. Das Vorkommen von größeren, an der Maxillartasterspitze ausmündenden Drüsen scheint bisher weder bei Käfern noch bei andern Insekten nachgewiesen worden zu sein, und es ist wohl von vornherein anzunehmen, daß die Ausbildung solcher Drüsen bei der *Lampyris*-Larve und bei verwandten Larven (Lampyriden, Driliden usw.) mit besonderen Aufgaben bei der Nahrungsaufnahme verbunden ist. Ich gehe nunmehr gleich auf die Lage und Gesamtform der Maxillartasterdrüsen ein.

Die Drüsen liegen mit ihrem basalen, sekreterzeugenden Teile in der distalen Hälfte des Maxillarstipes. Wie Frontalschnitte durch diesen zeigen (s. Fig. 9 u. 10, Taf. X), besteht die Drüse in Wirklichkeit aus zwei etwa eiförmigen, in einer Frontalebene nebeneinander liegenden Säckchen, an deren Wandungen die basalen Teile der einzelnen Drüsenzellen liegen. Der basale, sekreterzeugende Teil der Drüsenzellen ist unregelmäßig kolbig (*Drz.*, Fig. 10 u. 11, Taf. X), er geht distalwärts in einen immer feiner werdenden, röhrenförmigen, sehr langen Fortsatz über, welcher den Secretausführungsgang enthält bzw. selbst vorstellt (s. Fig. 11, Taf. X, *Ag.*). Es vereinigen sich nun zunächst die Ausführungsgänge jedes der beiden Drüsenpakete für sich zu je einem Bündel, und dann vereinigen sich die beiden Bündel zu einem gemeinsamen Bündel (Fig. 10, Taf. X). In einiger Entfernung vor seiner Endigung an der Oberfläche der Tasterspitze erfährt dieses zunächst noch einmal eine Anschwellung durch die Einlagerung von Sinnesorganen (s. Taf. X, Fig. 10 u. 11, *S.O.*), dann spitzt es sich immer mehr zu und schließlich münden die Ausführungsgänge mit winzigen Öffnungen am beilförmig zugespizten Maxillartasterende. Im Bereich der Mün-

dung der Drüsenausführungsgänge ist das Chitin des Maxillartasters auf ein verschwindend feines Häutchen reduziert, wie aus Fig. 14, Taf. X ersichtlich.

Zum feineren Bau der Drüsen übergehend hätte ich zunächst zu bemerken, daß diese gegen das Körperinnere durch eine zarte Membran (Membrana propria, *M.ba.* Fig. 10 u. 11, Taf. X) abgegrenzt sind, welche beide Drüsensäcke gemeinsam umgibt und welche in die unter der Hypodermis gelegene Basalmembran übergeht.

Der Membrana propria sitzen, wie erwähnt, alle Drüsenzellen mit ihrem voluminöseren basalen Teil auf, und an diesen schließt sich in einiger Entfernung der dünnere, als Ausführungsgang dienende Teil der Zellen an. Übrigens sind die Grenzen der Drüsenzellen gegeneinander nicht überall deutlich, im basalen Teile sind sie oft überhaupt nicht nachweisbar, das Plasma benachbarter Zellen bildet hier oft ein zusammenhängendes Wabenwerk. Daraus, daß alle Drüsenzellen dicht nebeneinander auf der Maxillartasterspitze endigen, folgt, daß die einzelnen Drüsenzellen je nach der Lage ihres basalen Teils eine recht verschiedene Länge haben, die längsten Zellen liegen natürlich ganz im Hintergrunde der Drüsensäckchen, und diese Zellen sind auch zugleich die voluminösesten (s. Fig. 11, Taf. X). Messungen ergaben bei großen, etwa 2,5 cm langen Larven etwa folgende Dimensionen für die größten Drüsenzellen:

Gesamtlänge		etwa	700	μ
Durchmesser	an der Basis	»	15—18	»
»	am Anfang d. Ausführungsganges	»	5—6	»
»	in der Mitte des »	»	3	»
»	am Ende des »	»	1	» u. weniger.

Was die Zahl aller Drüsenzellen anbetrifft, so läßt sich diese annähernd durch Zählung der Ausführungsgänge an einem Querschnitte durch die Spitze des Maxillartasters feststellen. Es ergab die Zählung etwas über 200 Querschnittsbilder von Ausführungsgängen.

Hinsichtlich des inneren Baues der einzelnen Drüsenzellen wäre noch folgendes zu sagen. Im basalen Teil der Zellen befindet sich der chromatinreiche, meistens ellipsoidische Kern (s. Fig. 12, Taf. X, *K*). Der Zelleib zeigt etwa folgende Struktur: in seinem basalen Teile besteht er aus dichtkörnigem und faserigem Plasma, welches kleine Sekretvacuolen einschließt. Nach dem Ausführungsgange zu ändert sich diese Struktur in dem Sinne, daß sich an der Peripherie der Zellen zwar noch dichtes, nach dem Innern zu aber großwabiges Plasma befindet.

Man sieht hier größere Vacuolen, meistens eine oder einige sehr große, die durch dünne Plasmawände voneinander geschieden sind (*Vac.* Fig. 12, Taf. X). Inmitten der am weitesten distal gelegenen großen Vacuolen findet sich stets eine Ansammlung von feinkörnigem Secret vor, das sich von hier aus in den Ausführungsgang fortsetzt. Das Secret färbt sich bei der gewöhnlichen Eosin-Hämatoxylin-(Delaf.)Doppelfärbung rein rot, ist also eiweißartig. Es kontrastiert stark gegen das Plasma, welches eine größere Affinität zum Hämatoxylin zeigt und demzufolge dunkelblau erscheint oder eine Mischfarbe zwischen Rot und Blau annimmt.

Was den feineren Bau der Ausführungsgänge anbetrifft, so zeigt derselbe auf Querschnitten überall eine annähernd kreisförmige dünne schwach chitinisierte Wandung, welche sich mit Eosin rot färbt. Im basalen Teile ist der Ausführungsgang noch von einem feinen Plasmaüberzug bedeckt (*Pl.* Fig. 12, Taf. X), der distalwärts aber verschwindet. Im Innern des Ausführungsganges findet man an fixierten Präparaten Secretkörnchen (*Skf*, Fig. 14, Taf. X), welche oft in einer Reihe hintereinander liegen. Wahrscheinlich bildeten diese Körnchen ursprünglich einen Secretfaden, welcher infolge der durch Fixierung und die Entwässerung hervorgerufenen Schrumpfung in einzelne, hintereinander gelegene Teilchen zerfiel.

Ich gehe nunmehr kurz auf die anderen histologischen Elemente der Maxillartasterdrüsen ein. Sehr merkwürdig ist, daß im distalen Teile des gemeinsamen Bündels der Drüsenausführungsgänge Sinnesorgane liegen. An jener Stelle, wo sich die aus den beiden Drüsensäckchen kommenden beiden Bündel der Ausführungsgänge vereinigen, drängt sich ein vom großen Maxillarnerven (dieser entspringt von der dorso-medialen Fläche des Unterschlundganglions) abzweigender ziemlich kräftiger Nervenast (*N*, Fig. 10, Taf. X) ein, der sich zunächst in etwa fünf Ästchen teilt. Diese treten an eine längliche Gruppe von zahlreichen, dicht aneinandergedrängten, kleinkernigen Zellen (*S.O.*, Fig. 10, 11, 15, Taf. X) heran. Wie Querschnitte zeigen, besitzt die Zellengruppe zahlreiche seitliche Ausbuchtungen und so kommt es, daß wenn ein Schnitt durch diese geführt wird, der Anschein erweckt wird, als hätte man es mit isolierten Zellgruppen zu tun. Hinsichtlich der Anordnung und Größe der Zellen, ferner des Verhaltens ihrer Kerne usw. stimmt das in Rede stehende Organ mit den Geruchs- bzw. Geschmacksorganen andrer Insekten überein, und man darf es auch in unsrem Fall wohl als chemisches Sinnesorgan betrachten. vom Rath und fast alle anderen Autoren erblicken in den zu Gruppen vereinigten Zellen primäre Sinneszellen, während Berlese in ihnen

Drüsenzellen erblickt, welche von den Ausläufern einer Sinneszelle umsponnen werden. Bei der Kleinheit und der dichten Gruppierung der Zellen des Organes ließ sich eine Entscheidung zugunsten einer der beiden Auffassungen hier nicht bringen.

Ich möchte nun noch kurz die Frage berühren, wie man sich die doch immerhin auffällige Lagerung der Geschmacksorgane innerhalb des Bündels von Drüsenausführungsgängen entstanden zu denken hat. Man hat wohl anzunehmen, daß sich ursprünglich nur die Sinnesorgane an der Tasterspitze befanden, da wir solche an gleicher Stelle bei allen Insekten antreffen. An den Tasterspitzen mündende Drüsen dagegen wurden bislang nirgends noch, so viel mir bekannt ist, nachgewiesen und deshalb ist man wohl berechtigt, sie bei der *Lampyris*-Larve und ihren Verwandten als phyletisch jüngere Bildungen anzusehen.

Zu dem aus der oberflächlichen Schicht der Hypodermis in die Tiefe gerückten Zellkomplex, der zur Bildung der Sinnesorgane bestimmt ist, werden sich zuerst vereinzelte, dann immer mehr Zellen angeschlossen haben, welche sich zu Drüsenzellen differenzierten, und so wurden schließlich die Sinnesorgane gänzlich von den Drüsenzellen eingehüllt.

Außer Drüsenzellen und den Sinnesorganen findet man in der Maxillartasterdrüse schließlich noch modifizierte Epidermiszellen, die man als Stützzellen aufzufassen hat. Die kleinen Kerne (*Stz.K.*, Fig. 15, Taf. X) derselben sind meist länglich, man findet sie vereinzelt dem proximalen Teil der Drüsenausführungsgänge anliegend. In größerer Zahl treten sie im Bereich der Sinnesorgane am distalen Teil der Ausführungsgänge auf.

Es mögen jetzt noch einige Bemerkungen über den bei den Maxillartasterdrüsen vorliegenden Drüsentypus angefügt werden.

Man unterscheidet bei den Insekten wie bei allen Metazoen bekanntlich einzellige Drüsen und mehrzellige. Die Maxillartasterdrüse gehört zweifellos zu den letzteren, sie repräsentiert aber einen ganz besonderen Untertypus. Die meisten mehrzelligen Drüsen der Insekten so die Spinndrüsen, gehören bekanntlich der Kategorie der tubulösen Drüsen an, innerhalb welcher sich noch mehrere Unterkategorien aufstellen lassen, wie aus Berleses Ausführung zu ersehen ist. Ferner kommen bei Insekten noch acinöse Drüsen vor, hierher gehören z. B. Speicheldrüsen bei Blattiden, Dipteren. Tubulöse und acinöse Drüsen haben das Gemeinsame, daß ihre secernierenden Zellen das Sekret in besondere, mit Zellwandungen versehene Ausführungsgänge ergießen.

Dem gegenüber besitzen die mehrzelligen Drüsen vom Bau der Maxillartasterdrüse keinen Ausführungsgang für das Secret aller Drüsen, vielmehr bildet jede Zelle einen solchen für ihr Secret selbst. Die Mündungen sämtlicher Ausführungsgänge liegen aber dicht beieinander auf einem meist deutlich abgegrenzten Felde der Cuticula, und bilden so ein Cribellum.

Nach den vorigen Ausführungen müßte man die mehrzelligen Hautdrüsen der Insekten etwa in folgende Gruppen einteilen: 1. Mehrzellige Drüsen mit Sammelgang. Sie entstehen aus röhrenförmigen Einsenkungen der Hypodermis a) tubulöser Typus, b) acinöser Typus. In beiden Gruppen lassen sich noch Untergruppen unterscheiden, bedingt durch verschiedene Ausbildung der Ausführungsgänge und des Drüsenepithels.

2. Mehrzellige Drüsen ohne gemeinsamen Ausführungsgang. Die Ausführungsgänge münden nebeneinander auf der Körperoberfläche und entstehen wohl meist aus soliden Hypodermiszapfen, wie die Maxillartasterdrüsen bei *Lampyris*.

Beschreibungen von Drüsen dieses letzten Typus finden sich nicht selten, aber ziemlich zerstreut in der Literatur vor. Als Beispiele führe ich nur an die Mandibular- und Maxillardrüsen der Ameisen (s. ESCHERICH, Die Ameise, Fig. 13), ferner die »KOSHEWNIKOWschen Drüsen« am Abdomen der Apiden und Vespiden, weiter die von H. BLUNCK neuerdings bearbeiteten, am Prothorax gelegenen Schreckdrüsen von *Dytiscus*, eine von WASMANN bei einem myrmecophilen Käfer, *Paussus cucullatus*, beschriebene, an der Stirn mündende Exsudatdrüse. Endlich hat DIERCKX bei zahlreichen Carabiden Drüsen vom gleichen Typus gefunden, es handelt sich um Drüsen, welche mit den Analdrüsen dieser Käfer in Verbindung stehen.

Am Schlusse dieses Kapitels wird man mit Recht Angaben über die physiologische Bedeutung der Maxillartasterdrüsen erwarten. Leider haben meine Bemühungen, hierüber Aufschluß zu erlangen, den erwünschten Erfolg nicht gehabt. Es lag das hauptsächlich daran, daß es mir nicht möglich war, das reine Secret der Drüsen zu erhalten. Das letztere kann offenbar nur in sehr geringen Mengen und sehr langsam entleert werden, darauf weist auch schon der ganze Bau der Drüsen hin: Es ist weder ein gemeinsamer Sammelgang für alle Drüsen oder gar ein Reservoir vorhanden, in dem sich größere Mengen des Secretes ansammeln könnten, das Secret muß vielmehr seinen Weg durch die langen engen Ausführungsgänge nehmen; es fehlt ferner an eigenen Muskeln am Drüsensack, welche den Inhalt der Drüse schnell auspressen

könnten (durch welche Kräfte deren Entleerung bewirkt wird, ist mir überhaupt unbekannt geblieben). Alles das weist auf eine langsamere Entleerung des Secrets hin.

Obschon es mir nicht möglich war, die näheren Eigenschaften des Secrets und dessen Entleerung direkt zu prüfen, lassen doch das Verhalten des lebenden Tieres bei der Nahrungsaufnahme und die Form des Maxillartasters wohl einige Schlüsse auf die Bedeutung der Drüsen zu. Es findet bei unsren Tieren, nachdem es sein Opfer (die Schnecke) durch giftige Bisse gelähmt und getötet hat, eine Lösung des Fleisches der Beute statt. Und die gelöste Nahrung wird nunmehr durch die Pumparbeit des Pharynx aufgesogen. Die Lösung des Fleisches wird durch das nach außen entleerte Mitteldarmsecret bewirkt, doch glaube ich, daß auch die Maxillartasterdrüsen hier in irgend einer Weise an der Außenverdauung mitwirken, denn man sieht, daß dieselben das zu lösende Fleisch berühren und dasselbe gemeinschaftlich mit den Mandibeln bearbeiten, wobei sie wahrscheinlich das Secret ihrer Drüsen entleeren. Die Maxillartasterspitze ist, wie wir schon wissen, meißelförmig und vollkommen glatt, sie ist daher sehr wohl geeignet, in das Fleisch einzudringen und dieses zu durchlöchern. Da an ihrer Spitze nun das Secret der Maxillartasterdrüse ausfließt, so dürfte dasselbe bei der mechanischen Bearbeitung der Nahrung sehr vorteilhaft in derselben verteilt werden.

Außer bei der Larve von *Lampyris noctiluca* stellte ich das Vorkommen von Maxillartasterdrüsen noch bei den verwandten Larven von *Phausis splendidula* und bei Larven der Gattung *Drilus* fest. Ich begnüge mich, ihre Anwesenheit an gut aufgehellten Totalpräparaten festzustellen, eine mikroskopische Untersuchung konnte ich leider nicht vornehmen. Es wäre, glaube ich, eine dankenswerte Aufgabe, auch die Larven andrer Käferfamilien, hauptsächlich die von fleischfressenden, auf das Vorkommen von Maxillartasterdrüsen hin zu untersuchen. Es ließen sich daraus vielleicht auch Anhaltspunkte für die Funktion der Drüsen gewinnen.

Interessant war es mir, nach Abschluß meiner Untersuchungen zu erfahren, daß bei den Larven der echten Neuropteren (Megaloptera), welche bezüglich der Nahrungsaufnahme in manchen Punkten an die *Lampyris*-Larven erinnern, Drüsen an den Maxillen ausmünden (nicht an der Spitze der Maxillartaster).

Die Larven von *Chrysopa*, um welche es sich bei der Untersuchung zunächst handelt, verwenden, wie andere Neuropterenlarven, ihre zu einem Paar Zangen zusammengelegten Mandibeln und Maxillen zum

Aussaugen ihrer Beute. Es wurde nun von Mc Dunnough festgestellt, daß sich einmal Drüsen an der Basis der Mandibeln befinden, und daß außerdem noch besondere Drüsen an der Spitze der Maxillen ausmünden. In betreff der Funktion der letzteren ist der Autor zu folgender Auffassung gelangt: Sie dienen entweder als Giftdrüsen beim Biß oder aber ihr Secret wird dazu verwendet, das Fleisch zu lösen, damit außer dem Blute auch dieses aufgesogen werden kann. Der Verfasser nimmt also im letzteren Falle dieselbe Funktion für die Maxillardrüsen an, welche ich den Maxillartasterdrüsen bei der *Lampyris*-Larve zuschreiben möchte. Interessant ist jedenfalls die Tatsache, daß sich bei beiden Larvenformen infolge ähnlicher Lebensweise besondere, im histologischen Bau und der Lage zwar nicht übereinstimmende, physiologisch dagegen wahrscheinlich gleichwertige Drüsen an der 1. Maxille unabhängig voneinander entwickelt haben.

Die Unterlippe (Labium).

Diese ist im Gegensatz zu den beiden anderen paarigen Mundgliedmaßen schwach entwickelt und spielt auch physiologisch nicht eine so wichtige Rolle wie diese. Ihre basalen Teile liegen zwischen den Cardines und Stipites der ersten Maxillen und bilden so den medianen Teil der Labio-Maxillarplatte (s. Textfig. 27).

Was die einzelnen Teile der Unterlippe anbetrifft, so findet man an ihrer Basis zunächst ein unpaares, dunkel pigmentiertes Stück (*Subm.* Textfig. 27), das morphologisch wohl dem Submentum entspricht. Das Stück besitzt die Form eines hohen gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis zwischen den Cardines der ersten Maxille liegt. Seine weit nach vorn gerichtete Spitze liegt in der Medianen, etwas weiter zurück als die Stipesenden der ersten Maxillen (s. Textfig. 27). In der Medianlinie des vorderen Teiles des Submentums ist eine etwas dunkler pigmentierte Chitinleiste beachtenswert, sie stellt eine Verwachsungsleiste des ursprünglich paarigen Submentums vor. Die Leiste dient paarigen Muskeln zum Ansatz, welche vom Hinterende des Submentums entspringen und von dort annähernd parallel nach vorn ziehen, um sich teils an der erwähnten Leiste, teils noch etwas weiter vorn an der Basis des Mentums anzusetzen. Der in Rede stehende Muskel scheint dem von A. Bauer bei *Dytiscus* als Musculus levator labii bezeichneten Muskel zu entsprechen. Das Submentum ist ringsum von zartem, weißlichem Chitin umgeben, welches es rückwärts mit der Kehle (Gula), seitlich mit den Basalteilen der ersten Maxillen, vorn mit dem Mentum verbindet.

Letzteres ist gegenüber dem Submentum unansehnlich, es besteht aus zwei dunkel pigmentierten, im Umkreis etwa eiförmigen Platten, welche ähnlich wie das Submentum in der Medianlinie vermittelst einer kräftigen Chitinleiste miteinander verwachsen sind. Am distalen Ende besitzt jedes der Teile eine helle scheibenförmige Gelenkhaut, welche sich mit dem kurzen, cylindrischen 1. Tasterglied verbindet, diesem schließt sich wiederum vermittelst einer zarten Gelenkhaut das kegelförmige 2. Tasterglied an.

Von dem Lobus internus und externus ist am Labium unsrer Larve keine Spur mehr zu erkennen, sie sind, wie öfter bei Käferlarven, vollständig reduziert.

Wie an der 1. Maxille des Kopfes, so finden wir auch an der Unterlippe neben zahlreichen kleinen innervierten Sinneshaaren einige konstante große Tastborsten. Die beiden größten stehen an den Seitenrändern des Submentums; sie sind nach vorn-unten und außen gerichtet (s. Textfig. 27 *Subm.Bo.*). An ähnlicher Stelle stehen auch bei der Larve von *Phausis splendidula* zwei solcher Borsten, wie denn beide Formen auch sonst in der Zahl und Stellung der großen Tastborsten vielfach genau übereinstimmen. Sehr überrascht war ich, zu lesen, daß sich auch bei den Larven andrer Insektengruppen an gleicher Stelle zwei Borsten vorfinden. A. Dampf stellt in seiner Untersuchung »zur Kenntnis gehäusetragender Lepidopterenlarven« bei sechs dieser Larven das Vorhandensein von zwei Borsten am Submentum fest und fand solche auch bei Psychidenlarven aus dem Bernstein und bei rezenten Trichopterenlarven. Diese Übereinstimmung mit den *Lampyris*-Larven beruht aber jedenfalls auf Convergenz, da ich z. B. bei einer *Cantharis*-Larve (Spec.?), die systematisch der *Lampyris*-Larve ziemlich nahe steht, zwei entsprechende Borsten vermißte. Merkwürdig genug sind jene übereinstimmenden Erscheinungen aber trotzdem, jedenfalls verdanken sie wohl den gleichen Ursachen ihre Entstehung und dienen sie demselben Zwecke.

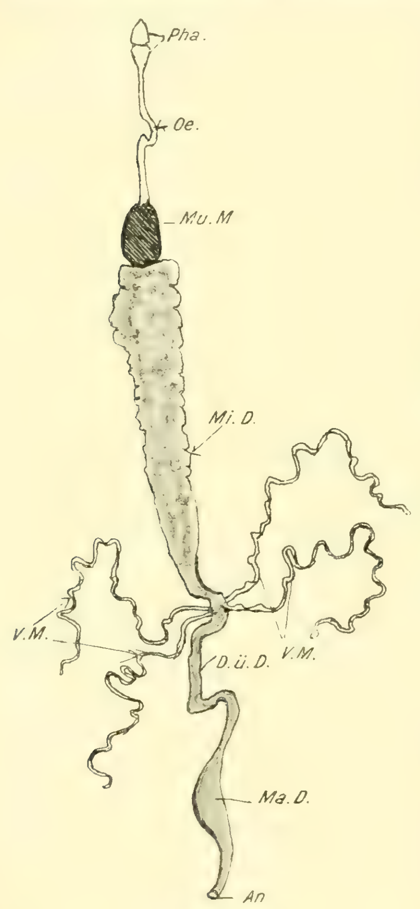
Außer den eben besprochenen großen Borsten befinden sich noch zwei kleinere Tastborsten auf der Ventralseite am distalen Ende des Mentums (s. Textfig. 27), auch diese kommen bei *Phausis splendidula* vor.

Das 1. Lippentasterglied trägt drei kleine Haare, denen auch Tastfunktion zukommen dürfte.

Das 2., bräunlich pigmentierte Tasterglied oder Endglied ist kegelförmig. Seine äußerste Spitze stellt einen Sinneskegel (Geruchskegel oder Geschmackskegel?) vor. Außerdem befindet sich basalwärts

am lateralen Rande des Kegels noch ein blasses Geruchshärchen und auf der Dorsalseite ein kleines Tasthärchen.

Außer den bisher genannten Haargebilden stehen auf der Dorsalseite des Mentums und rückwärts davon auf der Verbindungshaut zwischen Unteılippe, 1. Maxillen und Hypopharynx noch eine größere Anzahl innervierter, dolchförmiger, mit der Spitze meist rückwärts gerichteter Drüsenhaare in napfförmigen Alveolen.



Textfig. 29.

Übersichtsbild über den gesamten Darmtractus der Larve. Vergr. etwa $4^1/_2\times$. *An*, After; *Dü.D.*, Dünndarm; *Ma.D.*, Mastdarm; *Mi.D.*, Mitteldarm; *Mu.M.*, Muskelmagen; *Oe.*, Oesophagus; *Pha.*, Pharynx; *V.M.*, Vasa Malpighi.

Darmsystem.

Ich will hier keine vollständige Beschreibung vom Bau des gesamten Darmtractus geben, ich beschränke mich vielmehr in der Hauptsache auf Angabe der grobmorphologischen Verhältnisse und gehe nur auf den mit interessanten Einrichtungen versehenen Vorderarm (Pharynx, Ösophagus und Muskelmagen) etwas ausführlicher ein.

Die Textfig. 29 gibt zunächst eine Übersicht über den gesamten Darmtractus bei etwa $4^1/_2$facher Vergrößerung. An den auf den Pharynx (*Pha.*) folgenden dünnen, röhrenförmigen Ösophagus (*Oe.*) schließt sich hinten der voluminösere Muskelmagen (*Mu.M.*) an. Auf diesen folgt der relativ kurze Mitteldarm (*Mi.D.*). Derselbe ist vorne am breitesten, nach dem Dünndarm zu verjüngt er sich allmählich. Er zeigt keinerlei Drüsenanhänge, bei älteren Larven aber zahlreiche circuläre und längsgerichtete Einbuchtungen, welche durch enorme Faltungen des Mitteldarmepithels hervorgerufen werden.

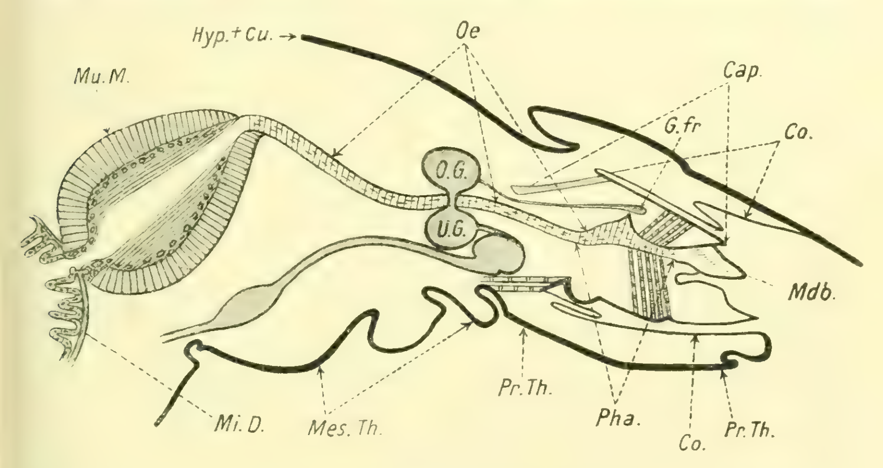
An der Grenze von Mitteldarm und Dünndarm (*Dü.D.*) münden die

Malpighischen Gefäße (*V.M.*) in den Darm. Es sind deren vier wie bei den Käfern fast ganz allgemein. Auf den Dünndarm folgt endlich der Mastdarm (*Ma.D.*). Über die Länge der einzelnen Darmabschnitte mache ich noch folgende Angaben. Es betrug bei einer Larve

von 2 cm die Länge des Pharynx	etwa	0,08 cm
des Ösophagus einschließl. des Muskelmagens	»	0,55 »
des Mitteldarmes	»	1,2 »
von Dünndarm + Mastdarm	»	1,— »
Die Gesamtlänge des Darmtractus beträgt also	etwa	2,83 cm.

Das Verhältnis der Länge des Darmes zur Körperlänge ist also annähernd 3 : 2.

Trotz seiner Kürze und seines nur mäßig großen Querschnittes beim Hungertier vermag der Mitteldarm infolge seiner Dehnbarkeit doch große Nahrungsmengen aufzunehmen. Man sieht das schon äußer-



Textfig. 30.

Medianschnitt durch den in den Prothorax zurückgezogenen Kopf, den Pro- u. Mesothorax der Larve nach Berleses Fig. 955 (etwas vereinfacht), gibt eine Übersicht über den Vorderdarm. *Cap.*, Kopf; *Co.*, Hals; *G.fr.*, Ganglion frontale; *Hyp. + Cu.*, Hypodermis + Cuticula; *Mdb.*, Mandibel; *Mes.Th.*, Mesothorax; *Mu.M.*, Muskelmagen; *Pha.*, Pharynx; *Proth.*, Prothorax; *Oe.*, Oesophagus; *O.G.*, Oberschlundganglion; *Pha.*, Pharynx; *N.G.*, Unterschlundganglion.

lich, wenn man nämlich ein Hungertier füttert, so nimmt sein Umfang innerhalb der 1—3 Tage, während welcher die Nahrungsaufnahme vor sich geht, ganz beträchtlich zu. Wägungen an derselben Larve im Hunger- und Sättigungszustand ergaben, daß das Gewicht der von ihnen aufgenommenen Nahrung größer ist als ihr eigenes Körpergewicht vor der Nahrungsaufnahme. Beispielsweise wog eine große etwa 2 cm

lange Hungerlarve 0.1 gr.; nachdem sie drei Tage gefressen hatte, war ihr Gewicht auf 0.22 gr. gestiegen; in einem andern Falle waren die entsprechenden Werte: Hungerlarve 0,028 gr., gesättigte Larve 0,06 gr.

Nach diesem allgemeinen Überblick über das Darmsystem soll nun der für die Nahrungsaufnahme so wichtige Vorderdarm näher besprochen werden. Eine Übersicht über den gesamten Vorderdarm von der Mundöffnung (Pharynxeingang) bis zum Anfang des Mitteldarmes gestattet der in Textfig. 30 dargestellte, dem Handbuche von Berlese entnommene Medianschnitt, durch das Vorderende der Larve. Man sieht bei *Ph* den erweiterten Pharynx, an diesen schließt sich noch vor den Schlundcommissuren ohne deutliche Abgrenzung der Ösophagus als ein dünnes gewundenes Rohr an, das etwa die sechsfache Länge des ersteren besitzt. Der Durchmesser des Ösophagus bleibt sich während seines ganzen Verlaufes annähernd gleich. An seinem hinteren Ende geht er schließlich ziemlich plötzlich in den sehr kräftigen, herz- bis eiförmigen Muskelmagen über. Dieser endlich verbindet sich mit dem Mitteldarm in der aus Textfig. 30 ersichtlichen Weise.

Es sollen nunmehr die drei Abschnitte des Vorderdarmes, Pharynx, Ösophagus und Muskelmagen etwas genauer betrachtet werden.

Der Pharynx.

Der Pharynx der *Lampyris*-Larve ist zu einem komplizierten Saugapparat umgebildet, wie er in gleicher Vollkommenheit bei Käfern oder Käferlarven bislang noch nicht gefunden wurde. Zwar besitzen auch die *Dytiscus*-Larven und die verwandten Käferlarven gemäß ihrer Aufnahme flüssiger Nahrung einen Saugpharynx, derselbe zeigt aber, wie ich aus den anatomischen Untersuchungen von Burgess und Rungius ersehe, nicht ganz die hohe strukturelle Ausbildung des *Lampyris*-Pharynx. Auch der Saugpharynx von *Claviger testaceus* steht hinter jenem, soweit die etwas spärlichen Angaben E. Krügers einen Vergleich zulassen, in der Höhe der anatomischen Differenzierung nach.

Die Untersuchung des Pharynx der *Lampyris*-Larve war infolge seines komplizierten Baues und seines sehr komplizierten Muskelapparates nicht leicht. Um klare Vorstellung vom Pharynx und von seiner Muskulatur zu erlangen, habe ich einmal Quer-, Sagittal- und Frontalschnittserien miteinander kombiniert, sodann bin ich aber auch wesentlich durch Totalpräparate gefördert worden. Leider war es nicht möglich, am lebenden Objekt eine befriedigende Einsicht in die Bewegungen des

Pharynx zu erlangen, weil die Kopfkapsel selbst bei frisch aus dem Ei geschlüpften oder frisch gehäuteten Tieren zu undurchsichtig ist. Auch Versuche, den Pharynx lebensfrisch und intakt herauszupräparieren, sind deshalb zwecklos, weil dabei eine Zerreißung der am Kopfskelet inserierenden Pharynxmuskulatur unvermeidlich ist. Diese Schwierigkeiten lassen sich nun aber in andrer Weise umgehen, nämlich dadurch, daß man den Pharynx in verschiedenen Zuständen fixiert und in Schnittserien zerlegt. Vergleichungen der Präparate von Hungertieren mit solchen, welche von mitten im Akte der Nahrungsaufnahme abgetöteten Tiere herrührten, gaben eine befriedigende Vorstellung von den Formveränderungen, welche der Pharynx durch seine Muskulatur bei der Nahrungsaufnahme erleidet.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich nunmehr zur Beschreibung des Pharynx über. Ich beschreibe zuerst die Form und die Wandung des Pharynx.

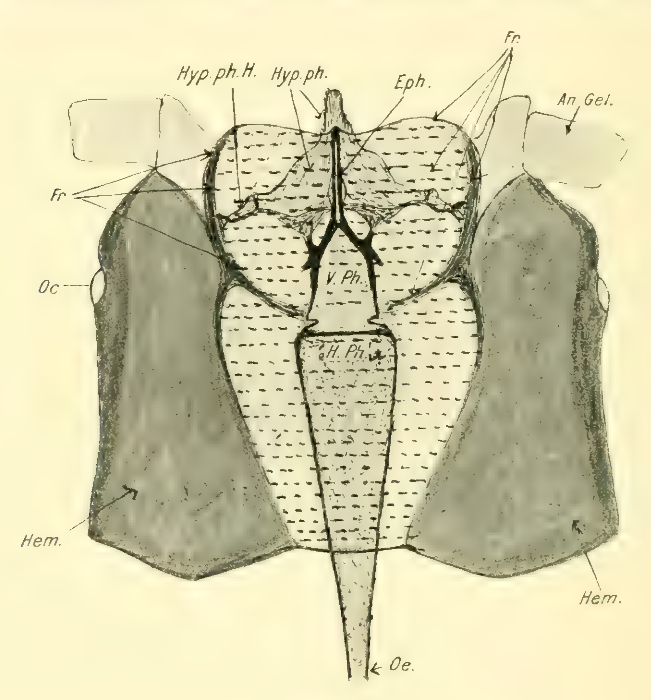
Während der Ösophagus und Muskelmagen der Insekten meistens einen radiär symmetrischen oder wenigstens annähernd radiär symmetrischen Bau zeigen, ist der Pharynx ein ausgesprochen bilateral symmetrisches Hohlorgan. Im übrigen zeigt sein Bau bei den einzelnen Insektengruppen manche Modifikationen, überall finden sich aber an seinen Wandungen — bei den einzelnen Gruppen in wechselnder Zahl und Anordnung — Falten vor, welche im Erschlaffungszustande in das Pharynxlumen vorspringen, durch am Kopfskelet und am Pharynx inserierende Muskeln aber nach außen vorgebuchtet werden können. Bei der Ausbuchtung der Falten wird natürlich das Pharynxlumen vergrößert, es wird zu einem luftverdünnten Raum, welcher, nachdem er an seinem Hinterende durch besondere Muskeln abgeschlossen wurde, Saugwirkung auf die aufzunehmende Nahrung ausübt. Der Pharynx wird dadurch also zu einem Saug- bzw. Schluckorgan.

Am Pharynx der *Lampyris*-Larve finden sich drei Falten, durch deren Ausbuchtung der Pharynx erweitert wird, nämlich eine unpaare Dorsalfalte am Vorderpharynx und zwei ventrolaterale am hinteren Pharynx.

Der Vorderpharynx ist, wie der Sagittalschnitt Fig. 16, Taf. X zeigt, annähernd ebenso lang wie der Hinterpharynx. Er beginnt hinten im Mundraum mit sehr engem Lumen, nach hinten zu erweitert sich dieses plötzlich sehr stark und dort, wo die Erweiterung ihr Maximum erreicht, beginnt der Hinterpharynx, dessen Lumen sich caudalwärts allmählich wieder verjüngt und in das des Ösophagus übergeht.

Die Wandungen des Vorder- und Hinterpharynx sind so verschieden voneinander, daß beide Abschnitte eine besondere Besprechung erfordern.

Am Vorderpharynx kann man einen Boden und eine Decke unterscheiden, beide stellen, im ganzen genommen, ventralwärts gekrümmte Halbrinnen vor, deren obere in die untere eingesenkt ist und



Textfig. 31.

Vorderer, pigmentierter Teil der Kopfkapsel mit Hypopharynx und Pharynx, von der Dorsalseite gesehen. Das Frontale und der mittlere dorsale Teil der Hemisphären sind schraffiert dargestellt, damit der darunter liegende Epipharynx, Hypopharynx und Pharynx besser hervortreten. Das Präparat stammt von der Exuvie einer erwachsenen Larve. ***An.Gel.***, basale Gelenkhaut der Antennen; ***Eph.***, Epipharynx; ***Fr.***, Frontale; ***Hem.***, Hemisphären; ***Hyp.ph.***, Hypopharynx; ***H.Ph.***, Hinterpharynx; ***Hyp.ph.H.***, Hörner des Hypopharynx; ***Oc.***, Ocellum; ***Oe.***, Oesophagus; ***V.Ph.***, Vorderpharynx. Zeiss Oc. 2. Obj. A.

deren Ränder in Form einer scharfen Kante verwachsen sind (s. Fig. 17 und Fig. 18, Taf. XI). Im einzelnen bestehen aber erhebliche strukturelle Unterschiede zwischen Boden (*Pha.Bo.*) und Decke (*Pha.D.*).

Der Boden des Vorderpharynx ist bedeutend fester chitinisiert als die Decke, er stellt eine sehr feste, vorn flache (s. Querschnitt), hinten allmählich immer tiefer werdende, ungefähr horizontal verlaufende Rinne vor, deren Querschnitt am caudalen Ende etwa \/-förmig ist. Nach

vorn zu geht diese Rinne in den Hypopharynx über, an welchem sie noch durch besondere Leisten befestigt ist. Dadurch, daß der Hypopharynx selbst durch seine Seitenhörner (vgl. Fig. 7, Taf. IX) fest mit der Schädelkapsel verbunden ist, erlangt auch der Pharynxboden eine starke Befestigung an dieser, was für die Saugbewegungen, von großer Wichtigkeit ist.

Hinten schließt sich an das dicke Chitin des Bodens des Vorderpharynx dünneres Chitin an, welches eine Verbindungshaut zwischen diesem und den ventralen Falten des Hinterpharynx bildet (s. Textfig. 32).

Während der Boden des Vorderpharynx aus festem, dickem, von Natur gelbem Chitin besteht, welches sich weder mit Eosin noch mit Hämatoxylin färbt, besteht die Decke des Vorderpharynx aus biegsamem, dünnerem, sich mit den genannten Farbstoffen intensiv färbendem Chitin, nur eine äußerst feine innere, dem Lumen zugewandte Lamelle nimmt keinen Farbstoff auf. Ihre biegsame Beschaffenheit, ihre noch näher zu besprechende Form, ihre Stellung zum Pharynxboden und die später zu besprechenden Muskeln machen die Decke zu einer außerordentlich wirksamen Saugfalte. Eine Vorstellung von ihrer Form und ihrer Verbindung mit dem Pharynxboden läßt sich nur aus einer Kombination von Sagittal- und Querschnittsserien erlangen.

Textfig. 32.

Pharynx mit anschließendem Hypopharynx von der Ventralseite gesehen, nach einem Totalpräparate. *H.Pha.*, Hinterpharynx; *Hyp.ph.* Hypopharynx; *Hyp.ph.H.*, Hypopharynxhörner; *Oe.*, Oesophagus; *Pha.O.*, die vier Geschmacksorgane am Boden des Vorderpharynx; *V.Pha.*, Vorderpharynx; *ve.-lat.Fa.*, die ventro-lateralen Falten des Hinterpharynx; *Za.*, Chitinzapfen am ventro-medianen Ende des Vorderpharynx. ZEISS Oc. 2. Obj. C.

Nahe der Medianebene gelegene Sagittalschnitte zeigen (s. Fig. 16,

Taf. X), daß die dorsale Saugfalte (Decke des Vorderpharynx *Sa.Fl.*) unmittelbar hinter der Mundöffnung zunächst dem Pharynxboden parallel verläuft, sich zuerst allmählich, dann aber plötzlich sehr steil aufwärts krümmt. Die höchste Erhebung der Falte bildet, wie von der Dorsalseite betrachtete Totalpräparate deutlich zeigen (s. Textfig. 31), eine Querleiste, welche die Grenze zwischen Vorder- und Hinterpharynx angibt.

Die Saugfalte des Vorderpharynx zeigt nun aber außer der eben beschriebenen Krümmung nach aufwärts noch eine, auf Querschnitten sichtbar werdende Krümmung ventralwärts, sie wiederholt dabei, wie bereits früher erwähnt wurde, ungefähr die Form des rinnenförmigen Pharynxbodens, in dessen Lumen sie in der aus den Figuren ersichtlichen Weise eingesenkt ist. Vorn, unmittelbar hinter der Mundöffnung ist die Einsenkung noch unbedeutend (s. Fig. 17, Taf. XI), nach hinten zu wird sie dann immer tiefer, so daß der Gesamtquerschnitt des Pharynx in dieser Region etwa sichel- oder halbmondförmig und das Pharynxlumen auf einen äußerst feinen Spalt reduziert wird (s. Fig. 18*a*, Taf. XI).

Ähnliche Querschnittsbilder des Pharynx sind übrigens auch schon von anderen Insekten bekannt geworden, so von einem anderen Käfer, *Claviger testaceus*, durch E. Krüger und von einem Collembolen, *Tomocerus plumbeus* L., durch R. W. Hoffmann. Es stellt ein Pharynx von solchem Bau natürlich ein sehr wirksames Saugorgan vor. Indem seine Decke durch am dorsalen Kopfskelet inserierende Muskeln dorsalwärts weit vorgebuchtet wird, wird sein Lumen riesig erweitert, und so tritt eine kräftige Saugwirkung ein. Wie groß die Erweiterung des Pharynx beim Saugakt ist, ersieht man wohl am besten aus einem Vergleich der Fig. 18*a*, 19*a*, 20*a* mit Fig. 18*b*, 19*b*, 20*b*, von denen erstere den Pharynx im Kompressions-, letztere im Dilatationszustand zeigt. Während das Lumen im Compressionszustand auf Querschnitten nur einen feinen sichelförmigen Spalt bildet, nimmt es im Dilatationszustand im Querschnitt annähernd Kreisform an.

Noch bevor die Saugfalte ihre höchste Erhebung erreicht, verliert sie ihre ventrale Vorbuchtung; diese geht allmählich in eine ebene Fläche über und im Maximum der Erhebung ist sie sogar ein wenig dorsalwärts vorgebuchtet. Die Pharynxdecke bildet an dieser Stelle die schon öfter erwähnte quere Kante, welche die Grenze zwischen dem Vorder- und Hinterpharynx angibt (s. Fig. 16 *Do.Q.L*, Taf. X).

Ich gehe nunmehr zur Besprechung des Hinterpharynx über, dessen Wandungen sich gänzlich anders verhalten als die des Vorder-

pharynx. War bei diesem der Boden dick und starr, die Decke hingegen zu einer biegsamen Saugfalte umgebildet, so zeigt am Hinterpharynx umgekehrt die Decke eine größere Festigkeit als der Boden. Letzterer wird gebildet von zwei ventrolateralen Falten aus zartem, dehnbarem Chitin, welche sich ventralwärts in der Medianlinie vereinigen und sich seitlich mit der Pharynxdecke verbinden (vgl. Fig. 19—21, Taf. XI).

Anmerkung: Wie aus den Angaben von RUNGIUS hervorgeht, ist auch am Vorderpharynx der *Dytiscus*-Larve der Boden stärker chitinisiert als die Decke. Im Hinterpharynx herrscht wieder, wie bei der *Lampyris*-Larve, das umgekehrte Verhältnis.

Im einzelnen wäre über die Form und Struktur der Decke und der beiden ventrolateralen Falten noch folgendes zu bemerken. Die Decke des Hinterpharynx bildet eine mäßig dicke, im vorderen Abschnitt ein wenig ventralwärts, im übrigen dorsalwärts schwach vorgebuchtete Platte. Sie beginnt hinter der dorsalen Querleiste, welche Vorder- und Hinterpharynx von einander trennt, und senkt sich von dort an, indem sie sich gleichzeitig etwas verschmälert, gleichmäßig nach hinten und ventralwärts hinab (s. Sagittalschnitt Fig. 16, Taf. X).

An die Seitenränder der Decke schließt sich nun jederseits eine der beiden ventrolateralen Falten an. Jede derselben hat im Erschlaffungszustande eine annähernd horizontale Fläche, welche vom Seitenrande der Pharynxdecke medianwärts vorspringt, und eine sagittale, parallel zur Medianebene gerichtete Fläche, welche sich rechtwinklig an den medianen Rand der andern Flächen anschließt. Die beiden benachbarten sagittalen, einander parallelen Flächen vereinigen sich in der Medianebene, indem ihre ventralen Enden umbiegen. Wie aus dem Querschnitt Fig. 20*a*, Taf. XI zu ersehen ist, wird durch die eben beschriebene Anordnung der Falten das Lumen des Hinterpharynx auf einen dorsalen Spalt (zwischen der Decke und den horizontalen Flächen der ventrolateralen Falten) und einen senkrecht auf diesem stehenden medioventralen Spalt eingeengt. Im Dilatationszustand werden die aus sehr dehnbarem Chitin bestehenden ventralen Falten nach außen vorgebuchtet, das Pharynxlumen, das im Compressionszustand auf Querschnitten etwa T-förmig erschien, erscheint auf solchen nunmehr ungefähr als gleichseitiges Dreieck, wie auf Fig. 20*b*. Daß auch mit dieser Gestaltsveränderung eine bedeutende Volumvergrößerung, bzw. Saugwirkung verbunden ist, leuchtet ohne weiteres ein.

Das eben über die ventrolateralen Falten Gesagte bedarf noch einer Einschränkung, es bezieht sich nämlich nur auf den mittleren und hinteren Teil des Hinterpharynx. Im umfangreichen vorderen Teil

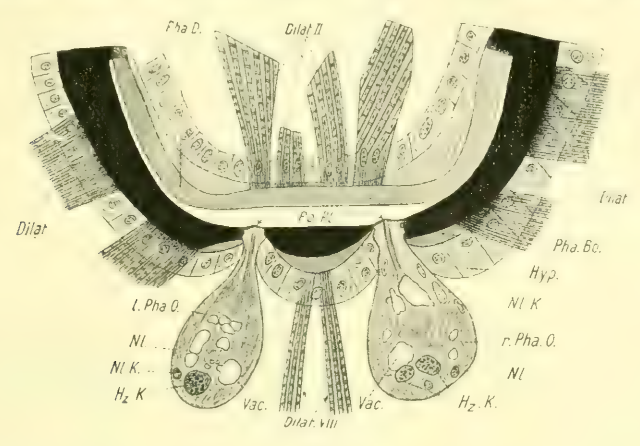
derselben liegen insofern etwas abweichende Verhältnisse vor, als hier die ventrolateralen Falten im Erschlaffungszustand tiefer ventralwärts herabhängen und nicht so tief in das Pharynxlumen vorgebuchtet sind wie weiter caudalwärts. Im Dilatationszustand erscheint der Pharynx hier im Querschnitt etwa eiförmig. Zur Illustrierung des Gesagten mögen die beiden Querschnittsbilder Fig. 19*a* u. 19*b* dienen, von denen das erste den vordersten Teil des Hinterpharynx im Ruhezustand, das letztere im Dilatationszustand zeigt.

Pharynxgeschmacksorgane.

Im Anschluß an die Beschreibung der Form des Pharynx und der Struktur seiner Wandungen will ich nunmehr kleine, innervierte Gebilde besprechen, welche mit der Wandung des Vorderpharynx in Verbindung stehen. Ich hatte in der Einleitung gesagt, daß der *Lampyris*-Larve wohlausgebildete Speicheldrüsen fehlen, wie allen bisher darauf hin untersuchten pentameren Raubkäfern, es fehlen ihr auch die in der Ösophaguswandung bei manchen Käfern vorkommenden einzelligen »Sirodotschen Drüsenzellen«, welche die Speicheldrüsen funktionell vertreten sollen. Bei der Suche nach etwaigen Drüsen am Vorderdarm fand ich auf Schnittserien schließlich zwei Paar kleiner Gebilde an der Pharynxwandung, welche ich wegen der starken Vacuolisierung eines Teiles ihrer Zellen zunächst für Drüsen hielt, welche ich aber nach näherer Prüfung als Sinnesorgane, und zwar als Geschmacksorgane ansprechen möchte. Die fraglichen Gebilde liegen zu zwei Paaren hintereinander am Boden des mittleren Teiles des Vorderpharynx, links und rechts neben der Medianlinie, wo man sie schon an gut aufgehellten Totalpräparaten als stärker lichtbrechende Kügelchen bei mittelstarker Vergrößerung unter dem Mikroskop erkennen kann. Die nach einem solchen Totalpräparat angefertigte Textfig. 32 (*Ph.O.*) zeigt die genaue Lage der Organe.

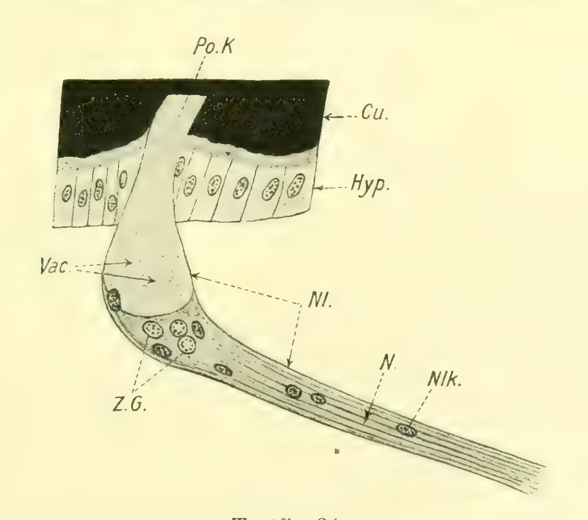
Querschnitte durch den Pharynx einer erwachsenen Larve (s. Textfig. 33) zeigen uns weiter, daß die in Rede stehenden Organe Beutelchen (*l.Pha.O.* u. *r.Pha.O.*) von 25—30 μ größtem Durchmesser und etwa 50 bis 60 μ Länge vorstellen. Mit ihrem erweiterten inneren Teil ragen die Gebilde in die Leibeshöhle hinein, ihr stielförmig verjüngter äußerer Teil setzt sich an die Pharynxwandung an. Bemerkenswert ist, daß alle vier Gebilde von zarten, von rückwärts kommenden Nervenstämmchen innerviert werden, man erkennt das am besten auf Sagittalschnitten (s. Textfig. 34). Leider war es mir nicht möglich, die einzelnen Nerven rückwärts bis zu ihrem Ursprung zu verfolgen, so wünschenswert dies

gewesen wäre. Die an die Sinnesorgane tretenden Nerven sind von einer deutlichen, kernhaltigen, sich mit Hämatoxylin schwach blau färbenden Neurilemmhülle umgeben, welche auch die Hülle für die Organe selbst liefert (s. Textfig. 33 u. 34 *Nl.*). In jedem Nerven lassen



Textfig. 33.

Querschnitt durch den Vorderpharynx und ein Paar der Pharynxgeschmacksorgane. Fix.: Abs. Alk. Färb.: Eos.-Häm. *Dilat.*, Dilatatoren des Pharynx; *Hz.K.*, Hüllzellkern; *Hyp.*, Hypodermis; *r.Pha.O.*, linkes Pharynxorgan; *Nl.*, Neurilemm; *Nl.K.*, Neurilemmkern; *Pha.Bo.*, Pharynxboden; *Pha.D.*, Pharynxdecke; *Po.Pl.*, Porenplatten der Pharynxorgane; *r.Pha.O.*, rechtes Pharynxorgan; *Vac.*, Vacuolen. ZEISS Oc. 2. H.-Imm. 1/12. Z.-App.

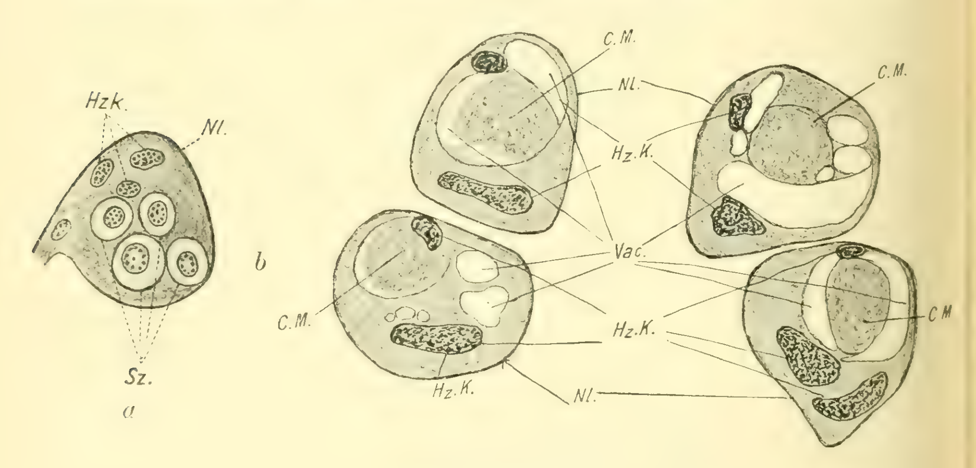


Textfig. 34.

Etwas tangentialer Sagittalschnitt durch ein Pharynxgeschmacksorgan; soll das Herantreten des Nerven an dieses zeigen. *Cu.*, Cuticula; *Hyp.*, Hypodermis; *N.*, Nerv., *Nl.*, Neurilemm; *Nlk.*, Neurilemmkern; *Po.K.*, Porenkanal (= Membranalkanal); *Vac.*, Vacuolen; *Z.G.*, Gruppe von Kernen, welche teils zu Sinneszellen, teils zu Hüllzellen gehören. Fix.: Subl.-Alkoh. Färb.: Eosin-Häm. ZEISS Oc. 1. H.-Imm. 1/12.

sich einige Fasern erkennen und diese treten zweifellos mit Sinneszellen in Verbindung, welche sich an der Basis des Organes, in einer Gruppe vereinigt, vorfinden (s. Textfig. 35*a* *Sz.*). Die Verhältnisse sind aber zu klein und undeutlich, als daß ich Sicheres über die Verbindung der Nervenfasern mit den Sinneszellen aussagen könnte. Wahrscheinlich ist, daß jede Faser eine Zelle versorgt, da etwa ebenso viel Zellen wie Fasern zu sehen sind. Die Sinneszellen besitzen den typischen bläschenförmigen Kern (s. Textfig. 35*a*) der Arthropodensinneszelle mit vorwiegend peripherer Anordnung des Chromatins.

Außer den Sinneszellen kommen noch Hüllzellen vor, welche größere chromatinreichere und unregelmäßig gestaltete Kerne besitzen. Die



Textfig. 35*a* und *b*.

Querschnitte durch die Geschmacksorgane des Pharynx. *a*) von der Basis. *Hzk.*, Hüllzellkern *Nl.*, Neurilemm; *Sz.*, Sinneszellengruppe. *b*) Etwas mehr distal gelegener Querschnitt durch die vier Geschmacksorgane. *C.M.*, centrale Masse; *Hzk.*, Kerne der Hüllzellen; *Nl.*, Neurilemm; *Vac.*, Vacuolen. Fix.: Subl.-Alkoh. Färb.: Eos.-Häm. Zeiss Oc. 4. H.-Imm. 1/12. Z.-App.

großen Kerne der Hüllzellen liegen, wie Querschnittsserien zeigen, etwas höher als die Sinneszellkerne und peripher. Die Hüllzellen bilden nach innen zu oft große ringförmige Vacuolen (Textfig. 35*b* *Vac.*), welche eine centrale fibrilläre Masse (*c.M.*) einhüllen. In dieser letzteren verlaufen wahrscheinlich die distalen Fortsätze der Sinneszellen.

Auf Längs- und Querschnitten durch den Pharynx sah ich oft feine Röhrchen, die ich für Terminalschläuche der Sinneszellen halte.

Nach ihrem äußeren Ende zu verjüngen sich die Organe stielförmig und durchsetzen die Cuticula des Pharynxbodens fast gänzlich, es bleibt nur noch eine feine, in ihrer Mitte ein wenig nach außen vorgebuchtete Abschlußmembran (*Po.Pl.*, Textfig. 33) vorhanden,

welche den von anderen Autoren bei Insekten beschriebenen Porenplatten der Geschmacks- und Geruchsorgane entspricht. Die Sinneszellen scheinen an der Mitte der Porenplatten zu endigen.

Pharynxmuskulatur.

Die Gesamtheit der Pharynxmuskeln sondere ich in zwei große Gruppen. Zur ersten Gruppe rechne ich alle die Muskeln, deren beide Anheftungspunkte sich am Pharynx selbst befinden, und alle jene Muskeln, welche den Pharynx ringförmig umgreifen, einschließlich der modifizierten Ringmuskeln. Die meisten Muskeln dieser Gruppe verengern bei ihrer Kontraktion das Pharynxlumen, wie das aus ihrer später genauer zu besprechenden Insertion und aus dem Bau der Pharynxwandung zu folgern ist.

Zur zweiten Gruppe zähle ich die Muskeln, bei denen sich nur der eine Insertionspunkt am Pharynx (oder Epipharynx) befindet, während der andere an der Kopfkapsel liegt. Alle diese Muskeln sind bei der Dilatation des Pharynx tätig, und zwar teils direkt dadurch, daß sie die Falten, welche das Pharynxlumen im Ruhezustand einengen, nach außen vorbuchten und dieses dadurch erweitern, teils indirekt, wie bei Besprechung der betreffenden Muskeln erläutert werden soll.

Die Muskeln der ersten Gruppe befinden sich, von den ringförmigen Muskeln natürlich abgesehen, auf der Dorsalseite des Pharynx.

1. Am weitesten vorn, unterhalb des Ganglion frontale, spannt sich ein sehr kräftiger Muskel transversal zwischen den Rändern der dorsalen Saugfalte des Vorderpharynx aus, vergleichbar der Sehne eines gespannten Bogens (s. Taf. XI, Fig. 18*a* u. *b Tr.C.*). Die Funktion dieses Muskels ist ohne weiters klar. Durch seine Kontraktion wird die Saugfalte ventralwärts der Quere nach (in der Transversalebene) gekrümmt, das Pharynxlumen also verengert. Ich nenne den Muskel daher »transversaler Kompressor« des Vorderpharynx und setze ihn homolog dem von Rungius bei der *Dytiscus*-Larve »Musculus transversalis pharyngis anterioris« bezeichneten Muskel.

2. Während der eben besprochene Muskel die Saugfalte des Vorderpharynx ventralwärts der Quere nach vorbuchtet, buchtet ein andrer, paariger Muskel dieselbe ventralwärts der Länge nach (in der Sagittalebene) vor. Dieses Muskelpaar entspringt nahe der Medianlinie der dorsalen Saugfalte, ein wenig unterhalb der dorsalen Querleiste des Pharynx, von dort aus divergieren seine beiden Faserbündel nach vorn, ventral und außen, sie ziehen zwischen dem vorigen Muskel und der Saugfalte hindurch (s. Taf. XI, Fig. 18*b V.-Mu.*) und inserieren dann weit vorn an

leistenartigen Vorsprüngen des Pharynxbodens. Hervorgegangen ist dieser v-förmige Muskel wohl aus ursprünglicher Längsmuskulatur dadurch, daß die hinteren Insertionspunkte zusammen-, die vorderen auseinanderrückten. Als Bezeichnung für den besprochenen Muskel wähle ich »v-förmiger Kompressor der Saugfalte des Vorderpharynx«.

3. Findet sich, wie bei der *Dytiscus*-Larve, auch bei unsrer Larve, freilich in schwächerer Ausbildung als bei jener, vollkommene Längsmuskulatur auf der Dorsalseite des Pharynx vor (Fig. 19 und 20, Taf. XI, *L.M*). Diese inseriert jederseits an den starken Chitinleisten der dorsalen Kante des Vorderpharynx, an welchem sich auch die vorderen Insertionspunkte des vorigen Muskels inserierten. Von dort ziehen die Fasern aufwärts nach hinten über die dorsale Querleiste des Pharynx, der sie aufliegen, hinweg, um sich an der Decke des Hinterpharynx zu inserieren. Die Anheftungsstelle der einzelnen Fasern befindet sich teils am dorsalen Teile der Decke des Hinterpharynx, teils reichen sie weiter ventralwärts. Die Funktion des in Rede stehenden Muskels ist schwierig zu beurteilen. Für das Wahrscheinlichste halte ich, daß bei seiner Kontraktion der ganze Pharynx verkürzt und die Pharynxdecke niedergedrückt wird. Hierbei dürfte eine Verengerung des Pharynxlumens stattfinden.

Mit Bezug auf die Pharynxmuskulatur der *Dytiscus*-Larve entspricht der in Rede stehende Muskel dem »Musculus longitudinalis pharyngis anterioris« von Rungius. Der Muskel, welcher Rungius' »Musculus longitudinalis pharyngis posterioris« entsprechen würde, rechne ich bei der *Lampyris*-Larve schon zum Ösophagus (auch Deegener rechnet den homologen Muskel bei *Cybister Roeselii* zum Ösophagus).

4. An dieser Stelle wären die Ringmuskeln, bzw. die aus solchen hervorgegangenen Muskeln zu besprechen. Die Ringmuskulatur beginnt auf der Dorsalseite am Hinterpharynx unmittelbar hinter der dorsalen Querleiste. Dort befindet sich ein kräftiger Wulst von Muskeln, welcher der Pharynxdecke quer aufliegt. Die Fasern dieses Wulstes erstrecken sich ventralwärts und nach vorn, den Pharynx umgreifend. Ein Teil der Fasern ist dabei nahezu vollständig geschlossen; natürlich können diese Fasern keinen Kreisring bilden, sie haben vielmehr einen etwa spitz-eiförmigen Umriß, wobei die Spitze des Eies vorn und ventral, das stumpfe Ende hinten und dorsal gedacht ist. Die Fasern, welche auf der Ventralseite am weitesten nach vorn gerichtet sind, sind nicht mehr geschlossen, sie besitzen vielmehr paarige, dicht nebeneinandergelegene Insertionspunkte an den früher erwähnten Chitinzapfen (s. Taf. X, Fig. 16 *Ri.M.* und Textfig. 32 *Za.*), welcher vom ventralen Hinterende

des Vorderpharynx entspringt. Eine zweite dichtere Ansammlung von Ringmuskulatur, und zwar geschlossener, findet sich dann am Hinterende des Pharynx, an seiner Grenze gegen den Ösophagus (Fig. 21 *Ri.M.*, Taf. XI). Die gesamte Ringmuskulatur hat die Aufgabe, das Pharynxlumen zu verengern und dabei den Pharynxinhalt rückwärts in den Ösophagus zu pressen, außerdem kommt den kräftigen Ringmuskeln am Hinterende des Pharynx wohl noch eine besondere Aufgabe zu: Sie wirken beim Saugakte zweifellos als Schließmuskeln, durch welche der Saugraum des Pharynx nach hinten abgeschlossen und eine kräftige Saugwirkung erst ermöglicht wird. Die gleiche Vorrichtung findet sich auch bei der *Dytiscus*-Larve.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der zweiten Gruppe der Pharynxmuskeln über, die alle, jedoch in verschiedenem Grade und auf verschiedene Weise als Dilatatoren wirken. Es gehören hierher acht Muskeln, bzw. Muskelpaare. Von diesen inserieren fünf an der Pharynxdecke, und zwar vier an der für die Saugwirkung besonders wichtigen Saugfalte des Vorderpharynx, einer an der hinteren Pharynxdecke. Drei Muskelpaare inserieren an dem stark chitinisierten Pharynxboden, diese tragen mehr indirekt, gewissermaßen als Antogonisten der dorsalen Dilatatoren zur Erweiterung des Pharynxlumens bei.

Die fünf Muskeln der Dorsalseite sind in oral-caudaler Reihenfolge diese:

1. Die Heber des Epipharynx und der Oberlippe oder die Dilatatoren I. Es sind das paarige, sehr kräftige Muskeln, deren Fasern mit ihren zugespitzten Enden in der Spitze des von der Epipharynxrinne jederseits mit der Oberlippe gebildeten Winkels inserieren (s. Fig. 6 u. 7, Taf. IX, Fig. 16, Taf. X, Fig. 17, Taf. XI, *Dil.I.*). Von dort steigen die Fasern divergierend annähernd vertical aufwärts, um sich mit breitem Ansatz an den hinteren Teil des Frontale festzuheften. Durch die Kontraktion dieser Muskeln wird der hintere Teil der Oberlippe mit der Epipharnynxrinne und gleichzeitig auch der angrenzende Teil der Pharynxdecke dorsalwärts emporgezogen.

Hierdurch wird der hintere Teil des Mundraumes und der vorderste Abschnitt des Vorderpharynx erweitert, womit eine entsprechende Saugwirkung eintritt.

Die Heber des Epipharynx werden aber auch dann in Tätigkeit treten, wenn die Larve Mitteldarmsecret aus dem Mundraum auf das zu lösende Beutefleisch entleeren will. Denn nur, wenn die Epipharynxrinne von ihrer Unterlage, dem Hypopharynx abgehoben wird, kann das Secret reichlich aus dem Mundraum hervorquellen.

Die Heber des Epipharynx und der Oberlippe entsprechen dem von Rungius Dilat. I bezeichneten Muskel der *Dytiscus*-Larve; ich habe daher dieselbe Bezeichnung für den entsprechenden Muskel bei *Lampyris* beibehalten.

2. Unmittelbar hinter dem eben besprochenen Muskelpaar folgt ein unpaarer, medianer, sehr wichtiger aus etwa 25 Fasern zusammengesetzter Muskel, der Dilat. II (s. Fig. 16, Taf. X., Fig. 17 u. 18*a*, Taf. XI, *Dil. II.*). Er entspricht wiederum den Dilat. II der *Dytiscus*-Larve nach Rungius.

Der Dilat. II inseriert einerseits im medianen hinteren Gebiet des Frontale, etwas hinter der Insertion des Dilat. I. Von dort aus erstrecken sich seine Fasern, in der Medianebene fächerartig divergierend, ventralwärts und etwas nach hinten (s. Fig. 16, Taf. X), um sich im vorderen und mittleren medianen Gebiet der Saugfalte des Vorderpharynx zu inserieren. Hauptsächlich durch die Kontraktion des Dilat. II wird die dorsale Saugfalte nach außen vorgebuchtet und das Pharynxlumen derartig erweitert, wie das die Fig. 18*a* u. 18*b*, Taf. XI zeigten.

3. Der Dilat. II wird in seiner Funktion unterstützt durch die paarigen, schwächeren Dilatatoren III (jeder besitzt nur einige Fasern). Diese inserieren am dorsalen Teil der Saugfalte hinter dem Ganglion frontale und erstrecken sich von dort weit nach vorn außen und oben, um sich in der Augenregion an der Kopfkapsel zu inserieren.

4. An dieser Stelle wäre der außerordentlich kräftige Dilat. IV (Fig. 18*a* u. 18*b*, Taf. XI, *Dil.IV.*) zu besprechen. Dieser ist der stärkste aller Pharynxmuskeln, er wird von den übrigen am Kopfskelet inserierenden Muskeln an Größe nur noch von dem Schließer der Mandibeln übertroffen. Über die Insertion des Dilat. IV. wäre folgendes zu bemerken. Seine Fasern entspringen von dem dorsalen Rande jener Leiste, welche aus der Verschmelzung der Ränder des Pharynxbodens und der Pharynxdecke hervorgeht und welche sich in Form einer Sehne weit in den Kopfraum hineinerstreckt (s. Fig. 18*a* u. 18*b*, Taf. XI, *Se*). Die gleiche sehnenartige Bildung findet sich auch bei der *Dytiscus*-Larve, wie schon Burgess (nach Rungius) beobachtet hat.

Von ihrem ziemlich breiten Ansatzgebiet am Pharynx strahlen die zahlreichen Fasern des Muskels fächerartig dorsalwärts-lateralwärts aus, um sich hauptsächlich an den dorso-lateralen Partien der Hemisphären anzuheften. Sie bilden auf diese Weise jederseits einen großen

Muskelfächer, welcher den Kopfraum von der Augenregion bis zum Hinterrande der Wangen durchsetzt.

Die Funktionen des Dilat. IV sind wohl mehrfache. Einmal trägt er wesentlich mit zur Fixierung des Vorderpharynx bei. Seine Hauptaufgabe besteht aber wohl darin, daß durch seine Kontraktion die Ränder des außerordentlich festen Pharynxbodens voneinander entfernt werden. Hierdurch erst wird es möglich, daß die dorsalen Dilatatoren die in den Pharynxboden eingesenkte, als Saugfalte wirkende Pharynxdecke dorsalwärts vorbuchten. Die kräftige Entwicklung des Dilat. IV hat ihren Grund in den außerordentlich starken Wandungen des Pharynxbodens, an welchem eine Formveränderung nur durch sehr kräftige Muskeln erzwungen werden kann.

Unser Dilat. IV entspricht wahrscheinlich den Dilat. pharyngis interni der *Dytiscus*-Larve (nach RUNGIUS).

5. Als V. Dilatator bezeichne ich jenes Muskelpaar, dessen Fasern an der dorsalen Wand (Decke) des Hinterpharynx inserieren und von dort, nur wenig lateralwärts divergierend, rückwärts zur stark chitinisierten Wandung des Hinterhauptes ziehen (s. Fig. 16, Taf. X und Fig. 20*a* u. 20*b*, Taf. XI, *Dil. V.*)

Der Dilat. V dient einerseits zur Erweiterung des hinteren Pharynx und anderseits zur Befestigung desselben am Occiput. Er entspricht wahrscheinlich dem Dilat. V bei der Larve und Imago vom *Dytiscus* (RUNGIUS).

Hiermit wäre die Besprechung der fünf dorsalen Dilatatoren beendigt und ich wende mich nunmehr zu den ventralen Dilatatoren. Sie inserieren alle drei einerseits am stark chitinisierten Boden des Vorderpharynx, anderseits an ventralen Skeletstücken der Kopfkapsel.

6. Die inneren Insertionspunkte des Dilat. VI befinden sich, wie Querschnitt Fig. 18*a* u. 18*b*, Taf. XI (*Dil. VI.*) zeigt, auf der Ventralseite der verwachsenen Ränder des Bodens und der Decke des mittleren Teiles des Vorderpharynx (die Insertion des Dilat. IV befindet sich am dorsalen bzw. distalen Teile der verwachsenen Ränder). Von dort ziehen seine Fasern ventralwärts und ziemlich stark lateralwärts, um sich an einer starken Chitinleiste zu inserieren, welche von dem lateralen Teile des Maxillarstipes gebildet wird. Die Fasern ziehen von ihrer dorsalen Insertion teils ein wenig nach rückwärts, teils verlaufen sie vollkommen in der Transversalebene, so daß sie auf Querschnitten ihrer ganzen Länge nach mitsamt ihren Insertionspunkten getroffen werden.

Der Dilat. VI dient, wie der Dilat. IV, wohl vor allem zum Aus-

einanderbiegen der Ränder des Pharynxbodens, was eine Vorbedingung für eine vollkommene Wirkung der dorsalen Saugfalte ist.

Der in Rede stehende Muskel dürfte den Dilat. pharyngis externi bei der *Dytiscus*-Larve (Rungius) entsprechen.

7. Die wenigen aber kräftigen Fasern des paarigen Dilat. VII inserieren in breiter transversaler Anordnung (s. Fig. 17, Taf. XI, *Dil.VII*) am vordersten Ende des Pharynxbodens und teilweise noch am Hinterende des Hypopharynx, wie aus den Querschnitten Fig. 7, Taf. IX und Fig. 17, Taf. XI (*Dil. VII*) zu ersehen. Die Fasern erstrecken sich von dort aus ventralwärts und gleichzeitig ein wenig nach vorn und außen, um sich jederseits an der vom medianen Teil des Maxillarstipes gebildeten Chitinlängsleiste zu inserieren (s. Fig. 7, Taf. IX). Bei ihrer Kontraktion ziehen sie den vorderen Pharynxboden und den Hypopharynx ventralwärts. Sie tragen dadurch mit zur Erweiterung des vordersten Pharynxabschnittes und des hinteren Mundraumes bei und spielen dadurch eine Rolle beim Saugakte. Andrerseits wirken sie wahrscheinlich in Verbindung mit dem Dilat. I bei der Entleerung von Mitteldarmsaft auf das Beutefleisch, indem sie den Hypopharynx von der Epipharynxrinne entfernen, so daß das Darmsecret leicht über Hypopharynx und Unterlippe hinwegfließen kann.

8. Die Fasern des Dilat. VIII inserieren caudalwärts von denen des Dilat. VII, und zwar am Kiel des Pharynxbodens, in dem Gebiet ventral vom Ganglion frontale (s. Fig. 16, Taf. X u. Fig. 18*a* u. 18*b*, Taf XI). Die einzelnen Fasern inserieren hintereinander. Sie ziehen von ihrem dorsalen Insertionspunkte, gerade wie die Fasern des Dilat. VII, ventralwärts und gleichzeitig ein wenig nach vorn und außen und inserieren ebenso wie dieser an der medianen Chitinleiste der Maxillarstipites. Die am weitesten hinten gelegenen Fasern inserieren am Vorderende der Cardines der ersten Maxille bzw. auf der Grenze von Cardo und Stipes.

Die Fasern des Dilat. VIII ziehen bei ihrer Kontraktion den Pharynxboden ventralwärts und tragen so in gewissem Sinne als Antagonisten der dorsalen Dilatatoren II und III zur Erweiterung des Vorderpharynx bei. Sie dürften aber auch eine Rolle bei der Erweiterung des Hinterpharynx spielen. Wenn nämlich der starre Boden des Vorderpharynx ventralwärts gezogen wird, so wird gleichzeitig der sich an diesen anschließende, im Ruhezustand in zwei Falten gelegte Boden des Hinterpharynx mit niedergezogen und hierbei müssen sich die Falten des letzteren ausgleichen, muß das Lumen des Hinterpharynx erweitert werden. Sehr wirksam könnte dieser Vorgang durch gleich-

zeitige Kontraktion der dorsalen Dilatatoren des Hinterpharynx (Dilat. V) unterstützt werden.

Die Homologisierung der Dilat. VII und VIII mit den Pharynxmuskeln der Larve und Imago von *Dytiscus* stößt auf Schwierigkeiten. Für das Wahrscheinlichste halte ich, daß der Dilat. VII der *Lampyris*-Larve dem Musculus tentorio-pharyngealis anterior bei *Dytiscus*, der Dilat. VIII von *Lampyris* dem Musculus tentoriopharyngealis posterior (Rungius) bei *Dytiscus* entspricht, die Insertionspunkte beider Muskelpaare befinden sich einerseits am Pharynxboden, andrerseits am ventralen Kopfskelet.

Ösophagus.

Ich gehe nunmehr zu einer kurzen Besprechung des Ösophagus über, der nicht viel Besonderes bietet.

Er stellt ein enges cylindrisches Rohr vor, das Pharynx und Muskelmagen miteinander verbindet; er verläuft übrigens nicht gerade gestreckt, sondern, je nach dem Kontraktionszustand seiner Längsmuskeln, mehr oder weniger stark geschlängelt. Vorn ist das Rohr am engsten, nach hinten zu erweitert es sich ein wenig.

Was den Querschnitt des Ösophagus anbetrifft, so ist derselbe nur im hinteren Teil im Dilatationszustand annähernd kreisförmig, weiter vorn in der Nähe des Pharynx dagegen ist das Rohr flach gedrückt, im Kompressionszustande fast bandförmig, wie aus der Fig. 22, Taf. XI zu ersehen. Wie aus diesem Schnitt weiter zu ersehen ist, kommt die Abplattung dadurch zustande, daß sich der dorsale Teil der Ösophaguswand ein wenig in die ventralwärts schwach vorgebuchtete ventrale Ösophaguswandung einsenkt. Es liegt also ein ähnlicher Bau vor, wie wir ihn am Vorderpharynx kennen lernten.

Die Wandung des Ösophagus (Fig. 22, Taf. XI, *J.* u. *E.*) besteht wie die des ganzen Vorderdarmes aus Ectodermepithel + Cuticula (= Intima). Letztere ist in zahlreiche Falten gelegt, welche im vorderen Abschnitt des Ösophagus nicht so tief sind wie im mittleren und hinteren Abschnitt. Sie besteht aus sehr dehnbarem, lamellösen, von Natur aus hellen, sich mit Farbstoffen (Eosin und Hämatoxylin) schwach färbenden Chitin; starres, gelbliches Chitin ist nirgends vorhanden, auch fehlen der Ösophaguswand wie dem gesamten Vorderdarm unsrer Larve besondere Cuticularbildungen, wie Haare, Zähne, Leisten usw. vollständig.

Die Muskulatur des Ösophagus besteht in einem sehr kräftig ausgebildeten System von Ring- und einem schwächeren System von Längs-

muskeln, welche zum Teil außerhalb, zum Teil innerhalb der Ringmuskeln verlaufen. Die Ringmuskulatur ist besonders im vordersten, an den Pharynx angrenzenden Abschnitt sehr kräftig ausgebildet, sie bildet hier mit der Ringmuskulatur des Hinterpharynx gemeinsam einen Sphincter, durch dessen Kontraktionen das Ösophaguslumen gegen das Pharynxlumen abgeschlossen werden kann, was für die Saugwirkung des Pharynx von Wichtigkeit ist. Im übrigen hat die Muskulatur des Ösophagus die Aufgabe, durch peristaltische Bewegungen (die man an lebensfrischen, herauspräparierten Vorderdärmen in physiologischer Kochsalzlösung ganz gut beobachten kann) die vom Pharynx aufgesogene Nahrung in den Muskelmagen zu befördern. Hierbei wirkt aber auch die Saugkraft des letzteren mit.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung des Muskelmagens über.

Muskelmagen.

Zwischen dem Ösophagus und dem Mitteldarm sind bei vielen Insekten bekanntlich noch zwei besondere Vorderdarmabschnitte eingeschaltet, ein vorderer, den man wegen seiner Funktion als Speisebehälter »Kropf« (bei der Honigbiene »Honigmagen«) zu bezeichnen pflegt, und ein hinterer Abschnitt, der von deutschen Autoren Kau- oder Muskelmagen, oder auch Proventriculus bezeichnet wird. Berlese bezeichnet diesen Teil mit ventriglio, englische Autoren mit fore-stomache, französische mit gésier.

Nicht immer findet sich indessen Kropf- und Muskelmagen gleichzeitig beieinander, in vielen Fällen ist nur einer der beiden Abschnitte ausgebildet, oder aber sie können, wie bei vielen Insektenlarven, sogar beide fehlen, so daß der Ösophagus ohne weiteres in den Mitteldarm mündet. Näheres über diese Verhältnisse findet man bei Berlese, S. 732 und bei W. Biedermann angegeben.

Die *Lampyris*-Larve gehört zu jener Gruppe, bei welcher kein Kropf, sondern nur ein Muskelmagen vorhanden ist, was Berlese ebenfalls schon bekannt ist. Der Bau des Muskelmagens der Insekten unterliegt, obschon sein allgemeiner Grundplan überall wiederkehrt, im einzelnen doch beträchtlichen Modifikationen, je nach seinen speziellen Leistungen. Seine hauptsächlichste und allgemeine Aufgabe besteht wohl darin, die Nahrung aus dem Ösophagus aufzusaugen bzw. aufzuschlucken und dann weiter in den Mitteldarm zu pressen. Außerdem hat er aber bei vielen Formen zweifellos noch die Aufgabe, die Nahrung zu zerkleinern und zu filtrieren. Dies muß vor allem aus dem Bau seiner

inneren Wandung gefolgert werden (vgl. BIEDERMANN: Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung).

Bei Aufnahme flüssiger Nahrung wirkt der Muskelmagen mit Hilfe seiner Muskulatur und seiner Ventile als Saug- und Druckpumpe, welche vornehmlich die Nahrung aus dem Ösophagus oder dem Kropf aufnimmt und dann in den Mitteldarm preßt. In manchen Fällen, wenn in der sonst flüssigen Nahrung noch feine Partikelchen suspendiert sind, können noch besondere Filtereinrichtungen in Form feiner zweckentsprechend angeordneter Härchen an der Muskelmagenwandung vorhanden sein, so beispielsweise bei der Honigbiene.

Bei der *Lampyris*-Larve finden sich gemäß ihrer vollkommen homogenen breiartigen Nahrung weder Filter- noch Zerkleinerungsvorrichtungen an der inneren Wandung des Muskelmagens vor, wie denn auch die Intima des gesamten übrigen Vorderdarmes vollkommen glatt ist. Dem Muskelmagen kommt bei der Nahrungsaufnahme nur die Aufgabe zu, die Nahrungsflüssigkeit aufzusaugen und weiter in den Mitteldarm zu befördern.

Nur unter gewissen Bedingungen hat der Muskelmagen unsrer Larve noch eine andre Aufgabe zu erfüllen. Er nimmt nämlich in gewissen Fällen Mitteldarmsaft auf, um ihn durch den Vorderdarm hindurch in den Mundraum und in die Mandibelkanäle zu pressen. Das geschieht vor allem beim Angriffsbiß.

Nach diesen allgemeinen Angaben über die Funktion des Muskelmagens unsrer Larve gehe ich nunmehr zu dessen Morphologie und Anatomie über, um später noch einmal auf einzelne Punkte der Leistungen des Muskelmagens zurückzukommen, welche die anatomischen Kenntnisse voraussetzen.

Der Muskelmagen liegt, wie man an gut aufgehellten Totalpräparaten erkennt, im hinteren Teil des Prothorax, sein Hinterende ragt oft noch in den Mesothorax hinein. Er besitzt im gedehnten Zustand die Form eines länglichen, an der Basis abgerundeten Kegels, sein spitzes orales Ende verbindet sich mit dem röhrchenförmigen, dünnen Oesophagus, sein breiteres abgerundetes caudales Ende ist in dem vorn ziemlich breiten Mitteldarm eingesenkt (s. Fig. 27, Taf. XII). Im verkürzten Zustand nimmt der Muskelmagen etwa Birn- oder Eiform an (s. Fig. 26 und Fig. 23, Taf. XII), im Falle stärkster Kontraktion wird er fast kugelig.

Seiner histologischen Zusammensetzung nach besteht er fast gänzlich aus Muskelgewebe, und zwar sind drei Systeme von Muskelfasern vorhanden: Zu innerst ein System von Längsmuskeln, darauf folgt

eines von Ringmuskeln, zu äußerst liegt schließlich ein gewaltiges System schraubigspiralig angeordneter Muskelfasern (vgl. Fig. 23, 24 und 27, Taf. XII). Diese drei Muskelfasersysteme sind untereinander durch Bindegewebe zu einem Muskelsack verbunden, welcher sowohl außen als innen von einer besonderen Hülle umschlossen wird. Diese Hüllen sollen zunächst besprochen werden.

Die äußere Hülle ist eine zarte bindegewebige Haut, in der sich zahlreiche kleine Kerne nachweisen lassen (s. Fig. 23 u. 24, Taf. XII, *Stzl*). Es ist dieselbe Hülle, welche das Epithel des Mitteldarmes von außen überzieht und welche hier von den Autoren (Deegener, Schimmer, Rungius) als Stütz- oder Grundlamelle bezeichnet wird. In unsrem Falle greift dieselbe von dem Mitteldarm auf den gesamten Muskelmagen über, an dessen oralen Ende sie ihren Abschluß zu finden scheint. An der Grenze von Mitteldarm und Muskelmagen dringt ein Teil der Stützlamelle zwischen die Muskelfasersysteme ein, und setzt sich hier auch mit der Basalmembran der Intima des Muskelmagens in Verbindung. Wie mir einige Flachschnitte durch die Stützlamelle zeigten, enthält dieselbe ein unregelmäßig netzförmig verzweigtes System von Fasern, welches wohl ihre zweifellos außerordentlich hohe Elastizität bedingt.

Die den Muskelmagen von innen begrenzende Hülle ist natürlich nichts Andres als der caudale Teil der Ectodermauskleidung des Vorderdarmes, bestehend aus dem Ectodermepithel + Cuticula, welch letztere man hier als Intima zu bezeichnen pflegt. Das Ectodermepithel besteht aus sehr niedrigen Zellen, die aus ihm hervorgegangene Intima aus zartem, elastischem, von Natur aus farblosem Chitin, nur an bestimmten etwas dickeren Stellen zeigt sich eine feine gelbe Begrenzungslamelle gegen das Muskelmagenlumen hin. Die Oberfläche der Intima ist im übrigen vollkommen glatt, ohne irgend welche Haar- oder Zapfenbildungen.

Bemerkenswert ist die Gesamtform der Intima des Muskelmagens. Dieselbe ist, je nachdem ob das Lumen des letzteren verengert oder erweitert ist, recht verschieden gestaltet. Im ersteren Falle, der auf Fig. 24, Taf. XII zur Anschauung gelangt, ist die Intima in vier große, symmetrische Falten gelegt, welche kreuzweise mit ihren Spitzen einander gegenüberstehen; ich will diese Falten in Übereinstimmung mit Rungius Falten erster Ordnung nennen (= Primärfalten Deegeners). Wie eine genauere Prüfung der Falten ergibt, handelt es sich bei unserm Objekt nicht um vier strukturell vollkommen gleiche Falten, sondern um zwei sich kreuzende Faltenpaare. Die Unterschiede sind allerdings unbedeutend und bestehen hauptsächlich

darin, daß das eine Faltenpaar mit scharfer Kante, das andre Paar mit stumpfer, etwas eingebuchteter Kante endet (s. Fig. 24 $F_1.O.$ u. $F_2.O.$, Taf. XII). Dieses letztere Faltenpaar springt etwas weiter gegen die Mitte des Hohlraumes vor als das andre, und zwar so weit, daß sich ihre abgeplatteten Kanten bei stärkster Kontraktion der Ringmuskulatur berühren müssen. Auf diese Weise wird, glaube ich, erreicht, daß das Lumen des Muskelmagens bei starker Kontraktion der Ring- oder Spiralmuskulatur nicht vollkommen verschwindet, sondern nur auf einen engen, im Querschnitt kreuzförmigen Raum reduziert wird (Taf. XII, Fig. 24). Von diesem Zustand aus dürfte sich der Muskelmagen leichter wieder erweitern lassen, als wenn die Falten sich einander überall berühren.

Durch die Kontraktion von innerhalb der Falten verlaufenden Längsmuskeln (s. Taf. XII, Fig. 24 u. 25 *L.M.*) werden die zu jeder Falte gehörigen beiden Flächen, welche vorher etwa unter 90 Grad zusammenstießen, auseinandergedrängt, so daß sie nunmehr unter sehr stumpfen Winkeln aneinanderstoßen. Daß hierbei eine Erweiterung des Muskelmagenlumens und eine Saugwirkung eintritt, leuchtet ein.

An dieser Stelle wäre noch eine Einrichtung der Intima zu erwähnen, die für die Erweiterung des Muskelmagenlumens ebenfalls von Wichtigkeit ist. Es ist nämlich die Intima an der Grenze zwischen je zwei benachbarten Falten erster Ordnung in der auf Taf. XII, Fig. 25 zur Anschauung kommenden Weise nochmals gefaltet. Wir sehen dort zwischen den großen Falten ($F_1.O.$) eine kleinere Falte (Falte 2. Ordnung, $F_2.O.$) vorspringen, deren Oberfläche mehrere sehr tiefe und schmale Einbuchtungen zeigt, wodurch wiederum eine Anzahl ganz kleiner Falten erzeugt wird. Diese Einrichtung ist es, welche in Verbindung mit der zarten biegsamen Ausbildung des Chitins an jener Stelle das Flachwerden der Hauptfalten bei der Kontraktion der Längsmuskulatur und damit die Erweiterung des Muskelmagenlumens wesentlich unterstützt.

Die soeben gegebene Darstellung vom Bau und der Anordnung der großen Falten erster Ordnung gilt fast für die ganze Ausdehnung des Muskelmagens. Nur am Vorder- und Hinterende treten Veränderungen an den Falten auf. Die Veränderungen am Vorderende sind unbedeutend, sie bestehen darin, daß die Falten allmählich flacher werden und schließlich nahe dem Ösophagus ganz aufhören.

Am Hinterende des Muskelmagens, im Bereich des kräftigen, später ausführlicher zu beschreibenden Schließmuskels (Sphincter), verändern sich die Falten sehr bedeutend. Währen die einzelnen Falten weiter vorn symmetrisch waren (s. Fig. 24, Taf. XII), werden sie am

Hinterende des Muskelmagens alle, und zwar wie Fig. 26, Taf. XII zeigt, in demselben Sinne asymmetrisch und sind derart gestellt, daß sie bei Kontraktion des Sphincter so gegeneinander und ineinander gepreßt werden, daß das zuvor zwischen ihnen vorhanden gewesene Lumen vollständig verschwinden muß. Sobald die Kontraktion des Sphincter aufhört und dieser in seine Ruhelage zurückkehrt, müssen die mit ihm innig verbundenen asymmetrischen Falten, ich will sie »Ventilfalten« nennen, wieder auseinanderrücken. Wir haben also in der eben beschriebenen Einrichtung ein Ventil zu erblicken, durch das die Verbindung des Muskelmagens mit dem Mitteldarm je nach Bedürfnis unterbrochen oder wiederhergestellt werden kann.

Unmittelbar hinter dem Sphincter, also auf dem eigentlichen Grenzgebiet zwischen Muskelmagen und Mitteldarm, nehmen die Falten wieder symmetrische Gestalt an, sie sind hier aber bereits so kurz, daß ihnen keine physiologische Bedeutung mehr zukommt, vielmehr hat man sie hier ebenso wie am Vorderende des Muskelmagens nur als Ausläufer zu betrachten.

Ich will nun noch kurz meine Befunde über die Falten des Muskelmagens bei der *Lampyris*-Larve mit den Befunden andrer Autoren bei andern Käfern vergleichen. Hinsichtlich der Zahl der Falten erster Ordnung (Primärfalten Deegeners) stimmt der Muskelmagen der *Lampyris*-Larve mit dem zahlreicher andrer fleischfressender Käfer überein. Vier Hauptfalten finden sich nämlich bei den Cincideliden, Carabiden, Dytisciden und Hydrophiliden. Ferner finden sich bei allen diesen Formen, wie aus den Untersuchungen von Bordas, Deegener, Rungius u. a. hervorgeht, zwischen den Falten 1. Ordnung kleinere Falten zweiter und dritter Ordnung. Bei der *Lampyris*-Larve sind dieselben zwar auch vorhanden, jedoch sind sie viel unansehnlicher als z. B. bei *Dytiscus*, sie spielen vermöge ihrer besonderen Struktur auch hier wohl eine wichtige Rolle bei der Erweiterung des Muskelmagens.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der zwischen der äußeren und und inneren Hüllhaut des Muskelmagens befindlichen Muskelmasse über. Es wurde schon früher gesagt, daß dieselbe in drei Systemen angeordnet ist, während man sonst in der Regel am Muskelmagen der Insekten nur zwei Systeme von Muskeln findet, eines von Ring- und eines von Längsmuskeln. Das Vorhandensein von drei Systemen von Muskelfasern bei unserm Objekt hat bereits Berlese erkannt, wie aus seiner Fig. 955 (Gli Insetti I) deutlich zu ersehen ist. Indessen bringt dieser Forscher, der übrigens auf der genannten Figur nicht die genaue Anatomie des Muskelmagens, sondern andre Verhältnisse darstellen wollte,

einige wichtige Besonderheiten der Muskulatur auf der angegebenen Figur und im zugehörigen Text nicht zum Ausdruck. So scheint er die schraubig-spiralige Anordnung der äußeren Muskelfasern und die Ausbildung eines mächtigen Schließmuskels (Sphincter) am Hinterende des Muskelmagens nicht erkannt zu haben.

Zu innerst von den drei Muskelfasersystemen liegt die Längsmuskulatur. Dieselbe ist, wie Querschnittserien zeigen, in vier voneinander gesonderten Bündeln angeordnet, welche hier wie bei der *Dytiscus*-Larve (Rungius) in den vier Falten erster Ordnung, diese gänzlich ausfüllend, verlaufen. Es lassen sich auf Querschnitten in jedem Längsfaserbündel 5—8 Fasern nebeneinander nachweisen (s. Fig. 24, Taf. XII). die lateralen Fasern jedes Bündels erscheinen im Querschnitt rundlich oder oval, nach der Mitte des Bündels zu werden sie schmaler, aber bedeutend höher (vgl. Fig. 24, Taf. XII). Die Ausdehnung der Längsmuskulatur ist etwas geringer als die der beiden anderen Systeme, welche sowohl am Vorderende wie am Hinterende des Muskelmagens über die Längsmuskulatur hinausgreifen, wie aus dem Schnitt Fig. 23, Taf. XII ersichtlich. Die Enden der Längsmuskeln scheinen an der Basalmembran des Muskelmagenepitheles zu inserieren. Bei den Pharynxmuskeln konnte ich dagegen vielfach eine Insertion der Muskelfasern unmittelbar an der Cuticula beobachten.

Nach außen von der Längsmuskulatur folgt als mittleres System das der Ringmuskeln, welches mit den beiden anderen Systemen durch Bindegewebe zu einem muskulösen Sacke verbunden ist. Am schnellsten orientiert man sich über die Ringmuskulatur auf einem Achsenschnitt durch den Muskelmagen. Man sieht auf einem solchen, daß die Ringmuskulatur — wenn man von den später zu besprechenden hinteren Schließmuskeln (Sphincter) absieht — aus einer einzigen Lage einfacher hintereinander gelegener Ringmuskelfasern besteht, deren Querschnitte nach dem Hinterende des Muskelmagens zu allmählich dicker werden. Am Vorderende des Muskelmagens schließt sich die Ringmuskulatur an die des Ösophagus an. Nach dem Hinterende des Muskelmagens zu werden die einzelnen Ringmuskelfasern bedeutend dicker und unmittelbar vor dem Mitteldarm liegen sie außerdem in mehreren Lagen übereinander. Sie bilden dadurch den schon mehrfach erwähnten kräftigen Sphincter, welcher bei seiner Kontraktion die Ventilfalten des Muskelmagens so aneinanderpreßt, daß das Lumen des letzteren vollkommen von dem des Mitteldarmes abgeschlossen ist. Die dem Muskelmagenepithel unmittelbar anliegenden Fasern des Sphincters sind übrigens keine vollkommen geschlossenen Ringmuskelfasern, sie

scheinen den Darm vielmehr nur halb zu umgreifen (s. Fig. 26, Taf. XII) und sich an der Intima anzuheften.

Bevor ich zur Besprechung des Systems der Spiralmuskelfasern übergehe, muß ich noch einige Bemerkungen über das zwischen diesen und den Ringmuskeln befindliche Gewebe einschalten. Es befindet sich hier eine relativ kräftige Lage von Bindegewebe, in der sich zahlreiche kleine Kerne nachweisen lassen. In diesem Bindegewebe sind alle jene Nerven und Tracheen, welche den Muskelmagen versorgen, eingebettet. Ich konnte auf den meisten Querschnitten zwei stärkere diametral gelegene, auf Fig. 24, Taf. XII bezeichnete Nervenquerschnitte unterscheiden, bisweilen noch einige kleinere, welche Abzweigungen der beiden Hauptstämme sein dürften. In der Nähe der beiden Hauptnervenstämme liegt auch immer eine stärkere Trachee. Über den Ursprung der beiden großen Nervenstämme ließ sich folgendes ermitteln: Sie vereinigen sich am Vorderende des Muskelmagens zu einem Stamm und dieser dringt auf der Dorsalseite des Oesophagusende, ganz nahe am Muskelmagen in das Ganglion ventriculare ein. Dieses steht, wie früher beschrieben wurde, mit dem Ganglion frontale durch den Nervus recurrens in Verbindung. Das Ganglion ventriculare hat wohl die Aufgabe, die Tätigkeit der Muskulatur des Muskelmagens auf Reize vom Cerebralganglion aus zu regulieren.

Das dritte System besteht aus schraubig-spiralig angeordneten Muskelfasern, und zwar ist nur eine Lage von etwa 34 dicht aneinander gedrängten, äußerst kräftigen Fasern vorhanden, welche im mittleren Teile ihres Verlaufes am dicksten sind, nach den Enden zu sich stark verjüngen. Die Insertionspunkte der Muskelfasern befinden sich einmal am äußersten Hinterende des Muskelmagens, wo sie kranzförmig rings um das caudale Ende des Sphincter angeordnet sind, die andern, ähnlich angeordneten Insertionspunkte liegen am Vorderende des Muskelmagens, etwas oralwärts von der vorderen Endung der Längsmuskulatur.

Daß die in Rede stehenden Fasern schraubig-spiralig verlaufen, läßt sich auf Schnitten kaum mit Sicherheit feststellen, deswegen hat Berlese, welcher den Muskelmagen unsrer Larve nur auf Schnitten untersucht zu haben scheint, diese Anordnung wohl auch übersehen. Mühelos überzeugt man sich dagegen von der spiraligen Anordnung der Muskelfasern an Totalpräparaten, wie die nach einem solchen angefertigte Skizze Fig. 27, Taf. XII (*Spi.M.*) zeigt. Durch Heben und Senken des Tubus bei mittelstarker Vergrößerung kann man unter dem Mikroskope leicht feststellen, daß jede Faser fast eine ganze Windung

macht. Die Windungen verlaufen übrigens in der Mitte am steilsten, nach den Enden zu werden sie infolge der Zuspitzung des Muskelmagens flacher.

Ich möchte nun noch kurz die Frage berühren: Aus welcher ursprünglichen Muskulatur ist die eben beschriebene Lage schraubig-spiralig angeordneter Muskelfasern abzuleiten, welche meines Wissens noch bei keinem Insekt am Muskelmagen nachgewiesen wurde? Vergleicht man den Muskelmagen der *Lampyris*-Larve mit dem anderer Käfer, insbesondere mit dem gut bearbeiteten der Imago von *Dytiscus* (der Larve fehlt ein Muskelmagen) und verwandten Formen, so kann man zunächst feststellen, daß bei diesen nur zwei Muskelsysteme vorkommen, eines von Längsmuskeln, welches wegen seiner Anordnung innerhalb der vier Falten erster Ordnung sicher dem System der Längsmuskeln bei *Lampyris* homolog ist, ferner ein System von Ringmuskelfasern, das aber sehr viel kräftiger entwickelt ist als bei der *Lampyris*-Larve. Man könnte daher, wenn man die mächtige Ausbildung der schraubig-spiraligen Muskelfasern bei *Lampyris* bedenkt, vermuten, daß diese auf Kosten der bei den anderen Formen so stark entwickelten Ringmuskulatur entstanden sei. Doch scheint mir das zunächst deswegen unwahrscheinlich, weil die Insertionspunkte der Spiralfasern kranzförmig je am Hinter -und Vorderende des Muskelmagens angeordnet sind, was entschieden auf ursprüngliche Längsmuskulatur hinweist. Ferner ist die Zahl der Ringmuskelfasern bei der *Lampyris*-Larve trotz ihrer schwachen Ausbildung größer als z. B. bei der stammverwandten Larve von *Drilus* (bei welcher sich keine Spiralmuskelfasern vorfinden), auch das macht die Entstehung der Spiralfasern aus Ringfasern unwahrscheinlich.

Da der Muskelmagen ein Verbindungsglied zwischen Mitteldarm und Ösophagus vorstellt, so wäre denkbar, daß sich die Längsmuskulatur eines dieser Teile allmählich auf den Muskelmagen fortgesetzt und diesen schließlich von außen umhüllt hätte. Ein Vergleich der Oesophagus- und Mitteldarmmuskulatur der Larve von *Lampyris n.* und von *Drilus fl.* zeigte, daß bei dieser Form, welche, wie gesagt, der Spiralfasern am Muskelmagen entbehrt, die Längsmuskulatur am Vorderende des Mitteldarms sehr viel kräftiger entwickelt ist und viel mehr Fasern aufweist als bei *Lampyris n.* Daher kam ich zu der Vermutung, daß die Spiralmuskelfasern der letzteren Form vielleicht aus Längsmuskelfasern des Mitteldarmes hervorgegangen sind, welche allmählich auf den Muskelmagen übergriffen. Zugunsten dieser Ansicht spricht noch die Tatsache, daß der Muskelmagen von *Lampyris* von einer

bindegewebigen Hülle umgeben wird, welche mit der Stützlamelle des Mitteldarmes zusammenhängt und nichts als eine Fortsetzung derselben ist. Diese bindegewebige (chitinige?) Hülle fehlt am Muskelmagen der *Drilus*-Larve vollständig, sie fehlt auch bei *Dytiscus* (Imago). Man ist daher wohl zu dem Schluß berechtigt, daß die erwähnte Stützlamelle gleichzeitig mit Mitteldarmmuskulatur vom Mitteldarm über den Muskelmagen geschoben wurde. Eine weitere Stütze erhält meine Ansicht durch die Beobachtungen andrer Autoren an andern Käfern bzw. anderen Insekten. Nach RUNGIUS geben nämlich A. SCHNEIDER (1887), VAN GEHUCHTEN (1890) und RENGEL an, »daß die Längsmuskeln des Proventriculus (= Muskelmagen) auf den Mitteldarm übergreifen«. Man muß sich also wohl vorstellen, daß ursprünglich auch bei der *Lampyris*-Larve normale Längsmuskulatur des Mitteldarmes auf den Muskelmagen übergriff, deren Fasern erst allmählich eine spiralige Anordnung erlangten.

Ich gehe nun kurz auf die Leistungen der drei Muskelsysteme des Muskelmagens unsrer Larve ein.

Die Längsmuskulatur erweitert bei ihrer Kontraktion das Muskelmagenlumen und dient so einerseits zum Ansaugen des von Pharynx und Ösophagus aufgenommenen Speisebreies, anderseits wird sie auch bei der Aufnahme von Mitteldarmsaft in den Muskelmagen in Gemeinschaft mit der Mitteldarmmuskulatur in Tätigkeit treten.

Die Ringmuskeln haben hauptsächlich die Aufgabe, den in den Muskelmagen gelangten Nahrungsbrei durch von vorn nach hinten fortschreitende Kontraktion in den Mitteldarm hineinzupressen. Ferner werden sie auch bei der Entleerung von Mitteldarmsaft nach außen gemeinsam mit dem System der schraubig-spiraligen Muskelfasern in Tätigkeit treten, um den aufgenommenen Darmsaft nach außen zu entleeren.

Die schraubig-spiralig verlaufenden Muskelfasern vereinigen in sich die Wirkung von Längs- und Ringmuskelfasern. Wirken Längsmuskeln allein an einem elastischen, mit Flüssigkeit erfüllten Hohlorgan, so verkürzen und erweitern sie es, wobei das Volumen des Hohlraumes jedoch unverändert bleibt. Wenn nun aber auf ein durch Kontraktion von Längsmuskelfasern verkürztes und erweitertes Hohlorgan noch ein System von Ringmuskeln gleichzeitig einwirkt, so ist klar, daß dessen Kontraktion einen Druck auf den Inhalt des Hohlorganes ausübt. Das, was so durch gleichzeitige Wirkungen zweier Muskelsysteme erreicht wird, kann nun von einem einzelnen System von schraubig verlaufenden Fasern allein bewirkt wer-

den. Diese gewährt gegenüber dem doppelten System noch folgende Vorteile: Einmal werden die Innervierungsverhältnisse einfacher und ferner wird bei Kontraktion der schraubigen Muskelfasern der Druck auf den gesamten Flüssigkeitsinhalt ausgeübt, während der Druck bei Ausbildung von Ringmuskulatur in der Regel nach der Ausflußstelle zu fortschreitet. Alles in allem genommen scheint mir ein System von Spiralmuskelfasern das Vorteilhafteste zu sein, wenn es darauf ankommt, die Flüssigkeit eines Hohlorganes schnell auszupressen. Bei unsrer Larve kommt das hauptsächlich dann in Betracht, wenn sie ihrer Beute, den Schnecken, ihre giftigen Bisse beibringt. Die Bisse sind sehr kurz, und, da das giftige Mitteldarmsecret auf seinem Wege in die Mandibelkanäle großen Widerstand überwinden muß, so ist die Anwendung eines großen Druckes erforderlich, welcher zweifellos wohl von den schraubig-spiraligen Muskelfasern des Muskelmagens bewirkt wird, der demnach beim Angriffsbiß als Giftspritze wirken dürfte.

Im Anschluß an den eben gemachten Erklärungsversuch der physiologischen Bedeutung der schraubig-spiraligen Muskelfasern wird man sich vielleicht fragen, warum vermißt man solche bei der *Dytiscus*-Larve, welche hinsichtlich des Baues der Mandibeln und bezüglich der Entleerung von Mitteldarmsekret in das Beutetier hinein der *Lampyris*-Larve doch nahe steht? Die Antwort hierauf ist jedoch leicht gegeben. Die *Dytiscus*-Larve überwältigt ihre Beute nicht mit kurzen giftigen Bissen, sondern sie erfaßt ihr meist relativ kleines Opfer mit den Mandibeln und hält es mit diesen dauernd während des ganzen Prozesses der Abtötung und der Nahrungsaufnahme fest. Dabei ist es also nicht notwendig, daß das eiweißlösende und dabei gleichzeitig giftige Mitteldarmsecret der Beute momentan injiziert wird, es genügt, wenn es langsamer entleert wird.

Dann möchte ich noch einige Beispiele des Vorkommens schraubig verlaufender Muskelfasern anführen, die Analogien zu den Spiralmuskeln am Muskelmagen der *Lampyris*-Larve bieten. Da wären zunächst die mit den Cheliceren der Spinnen in Verbindung stehenden Giftdrüsen zu nennen. Das Secret derselben wird bekanntlich durch die Cheliceren beim Biß der Beute injiziert und es ist nun interessant, daß die Giftdrüsensäcke der Spinnen zum Zwecke einer schnellen Entleerung des Secrets auch mit einer Lage von spiralig verlaufenden Muskelfasern bedeckt sind.

Ferner findet sich Spiralmuskulatur an den Giftdrüsen mancher Ameisenarbeiterinnen, welche das Secret derselben bekanntlich mit

großer Vehemenz entleeren. Weiter wurden Spiralmuskelfasern nachgewiesen an dem Herzschlauch zahlreicher Insekten. Auch im linken Ventrikel des Säugetierherzens, welcher vielleicht die kräftigste Druckpumpe im Tierreich darstellt, verlaufen schräg bzw. schraubig zur Längsachse verlaufende Muskelfasern (vgl. SPALTEHOLZ' Anatomie-Atlas). Diese wenigen Beispiele, die sich bei weiterer Nachforschung wohl noch vermehren lassen, zeigen jedenfalls, daß die spiralige Anordnung von Muskelfasern sich dort findet oder dort zur Ausbildung gelangen konnte, wo es sich um energisches Auspressen von Flüssigkeiten aus Hohlorganen handelt.

In ähnlicher Ausbildung wie bei der Larve von *Lampyris n.* findet sich die Spiralmuskelfaserschicht am Muskelmagen der Larve von *Phausis splendidula*. Dagegen vermißte ich eine solche bei der Larve von *Drilus*, bei welcher, wie schon früher erwähnt, nur ein System von Längs- und eines von Ringmuskulatur am Muskelmagen vorkommt.

Weitere vergleichende Untersuchungen müssen lehren, ob sich die Spiralmuskelfaserschicht des Muskelmagens bei den Larven aller Lampyriden vorfindet oder ob sie nur bestimmten Gruppen zukommt.

Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme.

Ich will jetzt einige, früher schon mehrfach berührte Fragen, welche Nahrungserwerb und Nahrungsaufnahme der *Lampyris*-Larve betreffen, im Zusammenhang besprechen.

Wie in der Einleitung gesagt wurde, verdanken wir NEWPORT die ersten genaueren Angaben über die Lebensweise der Larve von *Lampyris noctiluca*, insbesondere auch über ihren Nahrungserwerb. Unter anderem bewies NEWPORT durch zahlreiche, mannigfach variierte Experimente, daß die *Lampyris*-Larve ihre Beute durch giftige Bisse lähmt. Die Natur und Herkunft des Giftstoffes freilich, so wie die Art, wie dieser den Schnecken injiziert wird, vermochte NEWPORT nicht sicher zu ermitteln, er starb, bevor er die anatomischen Untersuchungen an der Larve, von denen er Aufklärung erwartete, ausführen konnte.

Nachdem ich mich von der Richtigkeit der Experimente NEWPORTS überzeugt hatte, kam ich zu dem Entschluß, die Larve von *Lampyris noc.* einer anatomischen Untersuchung zu unterziehen, um, gestützt auf diese, und unter fortgesetzter Beobachtung des lebenden Tieres einen besseren Einblick in die Vorgänge beim Nahrungserwerb und bei der Nahrungsaufnahme zu erlangen.

Nachdem ich meine Untersuchungen bereits abgeschlossen und einige Ergebnisse derselben bereits 1912 (Zoologischer Anzeiger) mit-

geteilt hatte, veröffentlichte kürzlich noch J. H. FABRE in seinem Werke »Les merveilles de l'instinct chez les Insects« einen Aufsatz über unsre Larve, betitelt »Le ver luisant«. FABRE gibt, wie es scheint, ohne von NEWPORTS Untersuchungen Kenntnis zu haben, eine sehr anschauliche Beschreibung der Lebensweise der Larve von *Lampyris n.*, welche die anatomischen Verhältnisse aber fast gänzlich unberücksichtigt läßt. Ohne auf einzelne Unterschiede zwischen FABRES und meinen Beobachtungen hier schon einzugehen, will ich nur im voraus bemerken, daß unsre Beobachtungen sich in zwei der wichtigsten Punkte decken. Nämlich einmal darin, daß die Larven ihre Beute durch giftige Bisse vermittelst der Mandibeln lähmen und zweitens darin, daß sie das Beutefleisch außerhalb des Körpers verdauen, bevor sie es vermittelst des Pharynx aufsaugen.

Wenn ich es im folgenden trotz der Arbeiten NEWPORTS und FABRES noch einmal versuche, ein Bild von dem Nahrungserwerb und der Nahrungsaufnahme unsrer Larve zu geben, so geschieht es einmal, weil ich die Beobachtungen jener Autoren am lebenden Tier in manchen Punkten etwas erweitern kann, sodann aber deshalb, weil ich auf Grund meiner anatomisch-mikroskopischen Untersuchungen der Mundwerkzeuge und des Vorderdarmes vielleicht doch einen besseren Einblick in die Funktionen dieser Teile beim Nahrungserwerb und der Nahrungsaufnahme erlangen konnte.

Daß die Larven von *Lampyris n.* sich wie alle *Lampyris*-Larven von lebenden Schnecken ernähren, ist schon lange bekannt. Allerdings bestand darüber noch keine genügende Sicherheit, ob sich die ganz jungen, etwa 0,5 cm langen Larven schon auf jene Art und Weise ernähren, wie es die älteren Larven tun. NEWPORT hatte bei seinen Zuchten nur festgestellt, daß die jungen, noch vor der ersten Häutung stehenden Larven vorgelegtes Schneckenfleisch verzehren, daß sie aber selbst Schnecken angreifen, hat er nicht direkt beobachtet. Auch ich blieb hierüber längere Zeit im Unklaren, erst im Sommer 1913 u. 1914 vermochte ich mich durch Fütterungsversuche mit ganz kleinen Schnecken — ich verwendete *Helix hort.* von etwa 0,5 cm Größendurchmesser und kleine Succinen von etwa 0,5 cm Länge — davon zu überzeugen, daß die kleinen Larven ganz nach Art der Alten die Schnecken angreifen, lähmen und darauf verzehren.

Als Beute kommen für unsre Larven sowohl Nackt- wie Gehäuseschnecken in Betracht. G. V. ELLIS, ein zeitgenössischer und befreundeter Forscher von NEWPORT, berichtet, daß die Larven Nacktschnecken im allgemeinen verschmähen. Ich habe indessen sowohl im Freien als

bei gefangen gehaltenen Larven festgestellt, daß eine Abneigung gegen Nacktschnecken nicht vorhanden ist. Anfang Oktober 1913 setzte ich zu einigen Larven drei, etwa 2,5 cm lange Nacktschnecken, zwei Exemplare von *Limax agrestis* L. und eine *Arion*, und es dauerte dann gar nicht lange, so begannen die Larven ihre Angriffe, die Schnecken wurden durch Bisse gelähmt und hierauf schließlich verzehrt; 36 Stunden nach dem Einsetzen war von ihnen nichts mehr übrig.

Von Gehäuseschnecken wurden bisher vor allem *Helix*-Arten als Beuteobjekte beobachtet, doch dürften wohl die meisten landbewohnenden Gehäuseschnecken, sofern sie nicht allzu groß sind, von den *Lampyris*-Larven angegriffen werden.

Bisher ermittelte ich folgende Pulmonaten als Beute der letzteren: *Helix hortensis, H. nemoralis, H. arbustorum, H. ericetorum, Succinea* spec.?. J. H. Fabre machte seine Experimente mit *H. aspersa* und *H. variabilis* (?).

Damit die *Lampyris*-Larve die Schnecke in Ruhe verzehren kann, macht sie dieselbe zunächst bewegungslos, sie lähmt sie durch giftige Bisse. Mit mechanischer Gewalt allein würde sie ihre Beute, welche über zwanzigmal so schwer wie sie selbst sein kann, kaum bewältigen können.

Über das Gewichtsverhältnis der Beute zum Angreifer kann ich folgende genauen Angaben machen. Es wog beispielsweise eine *Helix hortensis* ohne Schale etwa 1,250 g, die sie lähmende, bzw. tötende Larve dagegen wog nur 55 mg (22,7 : 1), in einem andern Falle waren die entsprechenden Werte 628 mg und 28 mg (22,4 : 1).

Der Angriff der Larve auf eine Gehäuseschnecke spielt sich etwa in folgender Weise ab. Nachdem man eine hungernde Larve etwa mit einer Gartenschnecke (*Helix hort.*) in einem weiten Glase zusammengebracht und die erstere ihre Beute gewittert hat, nähert sie sich ihr äußerst vorsichtig[1] und versetzt ihr mit ihrer Mandibel einen Biß in den Kopf, in den Fuß, den Mantel oder eine andre Körperstelle. Dem ersten Biß folgen mehr oder weniger rasch weitere. Sehr oft bissen die von mir beobachteten Larven die Schnecken in die Augententakeln. Diese Bisse sind wahrscheinlich sehr wirksam, da das Gift durch das Zurückziehen der Tentakeln natürlich schnell zum Cerebralganglion, auf welches das Gift wohl hauptsächlich wirkt, gelangt. Die Larven krochen, wenn sie in den Tentakel beißen wollten, in der Regel auf das

[1] Hierin besteht ein großer Unterschied gegenüber dem Verhalten der verwandten *Drilus*-Larven, welche sich stürmisch, fast wütend auf ihre ebenfalls aus Schnecken bestehende Beute stürzen.

Schneckengehäuse und hefteten sich hier mit dem an ihrem Hinterende befindlichen Haftapparat an der Schale fest. Darauf wendeten sie sich der Schalenmündung zu und suchten mit weit vorgestrecktem Kopf (ausgestülptem Halsteil) und weitgeöffneten Mandibeln die Tentakeln zu erreichen. Gelang ihnen das, so bissen sie sehr kurz und sehr heftig, fast krampfartig in den Tentakel hinein. Der Biß ist ganz kurz deshalb sowohl, weil die Larve sonst Gefahr läuft, von der sich schnell in ihr Gehäuse zurückziehenden verwundeten Schnecke mit in dieses gezogen und mit Schleim besudelt zu werden. FABRE stellt die Angriffsweise so hin, als ob die Larve mit ihren Bissen der Schnecke keine Schmerzen bereitet, dieselben vielmehr möglichst schonend beibringt, das trifft aber nicht immer zu. Die Beobachtungen scheinen darauf hinzuweisen, daß sich die Larve nach der Örtlichkeit des Angriffes verschieden verhält bzw. verhalten muß. Wenn die Schnecke an einem Gegenstand hoch gekrochen ist und von der Larve angegriffen wird, so ist es für diese wahrscheinlich zweckmäßig, ihr Opfer nicht schmerzhaft zu beißen, da dieses sonst beim Zurückziehen in das Gehäuse von der Unterlage herabfällt und der ganze Angriff dadurch unter Umständen für die Larve ergebnislos verläuft. Wenn die Schnecke dagegen auf der Erde kriecht, ist diese Gefahr nicht vorhanden, und ich habe unter dieser Bedingung beobachtet, daß die Schnecken von den Larven sehr heftig gebissen wurden und sich infolge der schmerzhaften in die Tentakeln geführten Bisse meist äußerst schnell in ihr Gehäuse zurückzogen.

Nach dem Biß zieht die Larve ihren Kopf ein wenig zurück und lauert, bis die Schnecke wieder zum Vorschein kommt, was bisweilen einige Minuten dauert. Geschieht es, so erhält die Schnecke einen zweiten Biß in die Tentakeln oder in andre Teile des Kopfes und dieser Vorgang wiederholt sich nun meistens noch einige Male. Die Zahl der Bisse, welche notwendig ist, um die Bewegung der Schnecke zu lähmen, hängt von dem Giftvorrat der Larve und dem Größenverhältnis zwischen ihr und der Schneke ab, wie das schon NEWPORTS Experimente dargelegt haben, die ich durchaus bestätigen kann. In manchen Fällen wurde die Schnecke wohl zehnmal und noch öfter von ihrem Angreifer gebissen, in andren Fällen war die Zahl der Bisse geringer, bis Lähmung eintrat. Ist es eine große Larve und eine kleine Schnecke, so genügen einige wenige, oft nur ein Biß, um die Schnecke innerhalb einiger Stunden vollständig zu lähmen oder zu töten. NEWPORT gibt z. B. an, daß ein einziger Biß einer größeren Larve genügte, eine *Helix* von der Größe einer großen Erbse in zwei Stunden zu töten. Ich selbst beobachtete einmal, daß eine Schnecke vier Stunden nach dem ersten Biß fast vollständig

gelähmt war, die angreifende Larve hatte sich bereits an die Nahrungsaufnahme gemacht. Ferner beobachtete ich mehrfach, daß Schnecken, welche in den Abendstunden mehrere giftige Bisse erhalten hatten, und darauf in Gläsern isoliert wurden, am andern frühen Morgen tot auf dem Boden des Gefäßes lagen, mit der Mündung nach oben, während die nichtgebissenen Kontrolltiere munter umherkrochen. Die gebissenen Schnecken waren, wie ich beobachtet hatte, an den Glaswandungen emporgekrochen, dann müssen sie, infolge zunehmender Lähmung, während der Nacht herunter auf den Boden gefallen sein, wo sie mit der Mündung nach oben liegen blieben, ohne sich noch einmal umwenden zu können. Die Schnecken waren durch das Gift nicht etwa nur gelähmt, sondern getötet, ihre Tentakeln waren meist vollständig oder zum größten Teil eingezogen, ihr Herz pulsierte nicht mehr, ihr Atemloch blieb unverändert weit geöffnet, auf irgendwelche Einschnitte und Stiche trat keine Reflexbewegung mehr ein. Ich ließ die Tiere noch einige Zeit liegen, um zu sehen, ob sie sich nicht doch wieder erholen würden, dies war aber nicht der Fall. Ich erwähne das besonders, weil Fabre anzunehmen scheint, daß die Schnecken durch das Gift immer nur betäubt werden. Gewiß muß ich bestätigen, daß Schnecken, welche einige Bisse empfangen haben und bald darauf Anfänge von Lähmungserscheinungen zeigen, sich wieder erholen können. Das rührt aber, wie Newports Experimente lehrten, davon her, daß die Schnecken zu wenig Gift bekommen hatten. Newport ließ z. B. eine Larve ihren Giftvorrat an einer Schnecke erschöpfen und setzte ihr dann eine andre vor. Diese wurde durch die Bisse ihres Angreifers nur wenig alteriert, dagegen zeigte sich, als eine frische Larve zur Schnecke gesetzt wurde, die Verderblichkeit des Bisses alsbald.

Eine vorübergehende Narkose wäre ohnedies in unsrem Falle sinnlos, da das Schicksal der angegriffenen Schnecke doch das ist, von ihrem Angreifer aufgezehrt zu werden.

Ich gehe nunmehr auf die zusammengehörigen Fragen ein: Woher stammt der Giftstoff, den die *Lampyris*-Larve zur Lähmung ihrer Beute benutzt, und welchen Weg nimmt derselbe genauer? Diese Fragen sind ja schon im anatomischen Teile der Arbeit stückweise behandelt, es ist aber wohl angebracht, sie hier noch einmal im Zusammenhang zu besprechen.

Die mikroskopische Untersuchung lehrte zunächst, daß weder mit den Mandibelkanälen noch mit dem Vorderdarm überhaupt Drüsen in Verbindung stehen, denen das giftige Secret entstammen könnte. Es besteht aber, wie die Untersuchung weiter zeigte, eine eigenartige

Kommunikation der Mandibelkanäle mit dem Darmkanal vermittelst des Epipharynx und der von diesem ausgehenden seitlichen, auf sehr merkwürdige Weise erzeugten Oberlippenkanälchen (vgl. Kapitel »Kopf«).

Es kann also infolge der vorhandenen Kommunikation giftiges Secret vom Darm aus zweifellos in die Mandibelkanäle gelangen. Doch von welchem Darmabschnitt könnte diese kommen, wenn eigentliche Speicheldrüsen und sonstige Drüsen am Vorderdarm fehlen? Es bliebe dann noch die Möglichkeit, daß das giftige Secret aus dem Mitteldarm stammt, und dies ist in der Tat der Fall.

Übrigens hat auch schon Newport diese Möglichkeit ins Auge gefaßt. Er hatte beobachtet, daß die Larve beim Biß ein bräunliches Secret aus dem Mund (richtiger Mundraum) hervortreten läßt, wie es auch andre Käfer (z. B. *Carabus*) entleeren. Mit Bezug auf diese Flüssigkeit, die seiner Ansicht nach vielleicht das giftige Secret vorstellt, sagt er: »It is not improbable that the fluid exuded by the mouth, may be secreted by the stomach«.

Die Entleerung von Mitteldarmsecret aus dem Munde ist bei manchen Insekten ein ganz normaler, der Nahrungsaufnahme voraufgehender Vorgang. Zahlreiche räuberische Käfer und Käferlarven, manche Orthopteren- und manche Dipterenlarven sondern regelmäßig Mitteldarmsaft auf ihre animalische Nahrung ab, um diese zu lösen und dann aufzusaugen. So ist es auch bei unsrer Larve. Man kann sich hiervon überzeugen, wenn man die Larve beim Verzehren einer von ihr getöteten Schnecke oder noch besser, eines kleinen ihr vorgelegten Stückchen Schneckenfleisches oder auch andren Fleisches (z. B. Muskelfasern eines Säugetieres) beobachtet. In kurzer Zeit ist letzteres durch entleerten Darmsaft braun gefärbt, der entleerte bräunliche Saft quillt aus dem Mundraum hervor und wird außerdem wahrscheinlich bei der Bearbeitung des Fleisches vermittelst der Mandibeln durch die Mandibelkanäle in das Beutefleisch eingeführt. Präpariert man den Darm eines Tieres, welches Darmsaft entleert hat, heraus, so läßt sich der bräunliche Saft vom Pharynx durch Oesophagus und Muskelmagen hindurch bis zum Mitteldarm zurückverfolgen, durch deren Wandungen er durchschimmert. Der auf das Beutefleisch entleerte Saft stimmt auch in seiner eiweißlösenden Wirkung, in der schwach bräunlichen Färbung und in seiner schwach alkalischen Reaktion ganz mit dem Mitteldarmsaft überein, so daß, zumal da in den Vorderdarm keinerlei Drüsen münden, kein Zweifel besteht, daß der nach außen entleerte Saft wirklich Mitteldarmsaft ist.

In dem klaren, schwach bräunlichen Saft lassen sich keine Zellen

oder Zellkerne des Mitteldarmepithels erkennen, er erscheint vielmehr homogen. Läßt man ein Tröpfchen auf dem Objektträger eintrocknen, so bleibt ein glänzendes, hell bräunliches Plättchen zurück, das fest am Glase haftet und bei schnellem Eintrocknen von zahlreichen Rissen durchzogen ist, ganz ähnlich wie bei eingetrocknetem Hühnereiweiß. Nach Färbung mit Eosin bleibt dieser Rückstand dauernd intensiv rot gefärbt und verrät dadurch seine Eiweißnatur. Auf Schnitten findet man in dem Lumen des Vorder- und Mitteldarmes eines Hungertieres feine eosinophile Körnchen, welche wohl durch Fällung des eiweißartigen Darmsaftes durch die Fixierungsflüssigkeit entstanden sind.

Bei der Entleerung des Mitteldarmsaftes aus dem Mundraum wird wahrscheinlich die Oberlippe einschließlich der Epipharynxrinne durch den Heber der Oberlippe (Dilat. 1) gehoben und gleichzeitig der Hypopharynx durch die Dilatatoren 7 und 8 herabgezogen, so daß der Saft frei über den Hypopharynx und die Labio-Maxillarplatte hinweg auf das Beutefleisch fließen kann.

In unserm Falle wird der Saft aber außer zur Lösung des Beutefleisches nun noch zum Lähmen der Beute benützt. Eine derartig kombinierte, verdauende und gleichzeitig giftige Wirkung ein und desselben Secrets wurde übrigens im Tierreich schon öfter festgestellt und ist in höherem oder niedrigerem Grade wohl allgemein allen verdauenden Säften eigen. Beispielsweise besitzt, worauf schon mehrfach hingewiesen wurde, das Mitteldarmsecret der *Dytiscus* Larve auch diese doppelte Eigenschaft, ferner das Secret der Speicheldrüsen der Cephalopoden, das Secret der Chelicerendrüsen der Araneen, auch vom Schlangengift wird das Gleiche berichtet.

Wenn das Mitteldarmsecret zur Lähmung der Beute benutzt werden soll, so muß es natürlich seinen Weg unbedingt in die Mandibelkanäle nehmen. Daß das Secret wirklich in die letzteren eintreten kann, läßt sich durch geeignete Versuche direkt am lebenden Tiere beobachten. Wenn man eine Larve mit starken Reagenzien, ich verwandte dazu meistens ein Tröpfchen Chloroform, reizt, so sondert sie fast immer aus dem Mundraum etwas Darmsaft ab, dabei tritt aber gleichzeitig, wovon man sich mit dem Mikroskop überzeugen kann, etwas Flüssigkeit in die Mandibelkanäle ein. Ich sah, wie die Flüssigkeit sich in letzteren eine Zeitlang hin und her bewegte, schließlich aber durch den Pharynx wieder ganz zurückgezogen wurde.

Eine sichere Zuleitung des Secrets in die Mandibelkanäle kann sowohl dann stattfinden, wenn die Epipharynxrinne auf dem Epipharynx ruht, als wenn sie von diesem durch die Dilatatoren 1 etwas empor-

gehoben wird. Im ersteren Falle wird das Secret von der Epipharynxrinne aus seitwärts und ein wenig rückwärts durch die Oberlippenkanälchen hindurch nach der Mandibelbasis zu und daher zur Öffnung der Mandibelkanäle geleitet. Im zweiten Fall wird das Secret den ganzen Mundraum erfüllen und wird also auch in die Mandibelkanäle gelangen. Besonders reichlich muß dies aber bei geschlossenen Mandibeln, also auch beim Biß, geschehen, nämlich deshalb, weil beim Biß die früher besprochenen Borsten der Bürstenstücke der beiden Mandibeln in der Medianlinie gegeneinander gepreßt werden und so einen Durchfluß des Secrets durch den mittleren Teil des Mundraumes verhindern. Der Saft muß vielmehr seitwärts fließen und wird sogar sehr wahrscheinlich durch die Borsten des Bürstenstückes den Öffnungen der Mandibelkanäle zugeleitet.

Von großer Bedeutung wird bei der Injektion des Giftstoffes ferner der Muskelmagen sein, indem er das aus dem Mitteldarm aufgenommene giftige Darmsecret durch den engen Ösophagus und den Pharynx hindurch in die Epipharynxrinne und in die Mandibelkanäle preßt. Wir lernten den Muskelmagen früher bereits als ein muskulöses Organ kennen, dessen äußeres mächtiges Spiralmuskelfaserlager zum schnellen Auspressen von Flüssigkeit besonders geeignet erscheint.

Ich möchte nunmehr noch mit einigen Worten auf die Wirkungen des Giftes auf die Schnecken eingehen. Die letztere besteht, wie bereits mehrfach erwähnt, in einer Lähmung der Fußmuskulatur und der Retractoren. Hat die Schnecke eine genügende Menge Gift durch den Biß der Larve erhalten, so ist die Lähmung innerhalb 2—4 Stunden in der Regel vollständig, bisweilen noch früher. Der Körper einer solchen Schnecke, z. B. einer *Limax agrestis*, ist gerade gestreckt, ein wenig steif, jedoch nicht kontrahiert. Das Tier bleibt in jeder Lage liegen, in welche man es bringt, auf der Seite, auf dem Rücken usw., ohne daß es seine normale Lage wieder erlangen könnte. Bei einer Gehäuseschnecke (*Helix*) ist der Fuß im gelähmten Zustand halb zurückgezogen, derart, daß er in die Schalenmündung zu liegen kommt und die ganze Kriechsohle zu sehen ist. Die Tentakel fand ich stets bei allen vollständig gelähmten Tieren ganz oder zum größeren Teil eingezogen.

Bemerkenswert ist, daß, wenn die Körpermuskulatur gelähmt ist, die Herz- und Atemmuskulatur noch verhältnismäßig gut, wenn auch unregelmäßiger und langsamer als beim normalen Tier, arbeiten. Man kann hieraus vielleicht entnehmen, daß das Gift vor allem auf die Ganglien wirkt, welche die Lokomotion des Tieres regulieren, also auf die Cerebral- und Pedalganglien.

Unmittelbar nach dem Biß beobachtete ich freilich auch eine Beeinflußung der Herzmuskulatur bzw. der diese innervierenden Ganglien, insofern die Zahl der Pulsschläge, welche bei *Helix hort.* bei gewöhnlicher Zimmertemperatur etwa 36 pro Minute beträgt, auf 86 stieg. Bei weiterer Wirksamkeit des Giftes tritt jedoch eine Abnahme der Pulsfrequenz ein und diese sinkt dann immer tiefer unter das Normale; bei vollständig gelähmten Tieren zählte ich eine Zeitlang 13 Schläge pro Minute. Es bleibt aber in diesem Zustande die Tätigkeit des Herzens und des Spiraculums noch lange Zeit bestehen, selbst wenn sich das Tier nicht mehr bewegen kann und auf Einstiche nicht mehr reagiert.

Bearbeitung und Aufnahme der Nahrung.

Nachdem die Larve ihre Beute gelähmt bzw. getötet hat, bearbeitet sie deren Fleisch mechanisch und chemisch und verwandelt es dadurch in einen zähflüssigen, bräunlichen Brei, welcher aufgesogen wird. Der ganze Prozeß der Nahrungsbearbeitung und -Aufnahme nimmt oft zwei bis drei Tage in Anspruch.

Die mechanische Bearbeitung wird vor allem von den Mandibeln besorgt, welche viele Stunden lang mit nur ganz kurzen Unterbrechungen taktmäßig in das Fleisch eingeschlagen werden, wodurch dieses durchlöchert und zerschnitten wird. Die Spitze der Mandibel, vor allem aber der hinter dieser gelegene große, mit starren Chitinzinken besetzte Zahn (Molar, s. Textfig. 22) erweisen sich als sehr geeignet zur Zerkleinerung bzw. Auflockerung des Fleisches. Auch die beilförmig zugeschärften Maxillartasterspitzen dürften zur Auflockerung der Nahrung mit verwendet werden.

Die chemische Bearbeitung der Beute beginnt schon mit der Injektion des giftigen Mitteldarmsecrets beim Biß der Larve, sie wird dann, nachdem die Schnecke durch dessen Einwirkung bewegungslos geworden ist, gleichzeitig mit der mechanischen Bearbeitung fortgesetzt.

Kurze Zeit nachdem die Larve mit der mechanischen Bearbeitung des Fleisches begonnen hat, kann man beobachten, daß dieses durch den aus dem Mundraum und wohl auch aus den Mandibelkanälen entleerten Darmsaft bräunlich gefärbt wird, es wird an den Stellen, wo die Mandibeln arbeiten, gänzlich mit bräunlichem Darmsaft durchtränkt. Durch die Einwirkung des letzteren wird das Schneckengewebe schließlich vollständig zu einem dicken Brei gelöst, der nach Behandlung mit Alkohol oder andern Fixierungsflüssigkeiten aus feinsten, eosinophilen Körnchen besteht. Von Zellfragmenten und Zellkernen ist nach län-

gerer Einwirkung des Saftes nichts mehr zu erkennen und man findet solche nie in dem Nahrungsbrei des Vorderdarmes.

Sehr deutlich konnte ich die eiweißlösende Wirkung des entleerten Saftes auch an Säugetiermuskelfasern erkennen. Ich gab einer Larve, welche längere Zeit gehungert hatte, versuchsweise kleine Stückchen frischen Kalbfleisches. Es dauerte nicht lange, so wurde dieses von der Larve mit Darmsaft durchtränkt, so daß es braun erschien. Die Muskelfasern zeigten jetzt zunächst noch deutliche Querstreifung. Ich bedeckte das Präparat nach Zusatz von ein wenig Brunnenwasser sodann mit einem Deckgläschen und stellte es in eine feuchte Kammer. Nach einigen Stunden wurde die Querstreifung der Fasern undeutlich nach Verlauf von 8 Stunden war sie ganz verschwunden, die meisten Fasern waren zu einer körnigen Masse zerfallen. An Kontrollpräparaten dagegen, welche die Larve nicht berührt hatte, und welche im übrigen gleichzeitig derselben Behandlung ausgesetzt wurden wie das andre Präparat, war die Querstreifung nach Verlauf von 8 Stunden und noch lange Zeit später ganz deutlich zu erkennen.

Außer dem Mitteldarmsecret ist, wie ich früher darlegte, wahrscheinlich auch das Secret der Maxillartasterdrüsen an der extraintestinalen Vorverdauung beteiligt.

Nach längerer mechanischer und chemischer Bearbeitung ist das Schneckenfleisch endlich in den zähflüssigen Brei verwandelt, der aufgesogen werden kann. Bezüglich der Art und Weise, wie dieses geschieht, bestehen einige Unterschiede zwischen J. H. Fabres Angaben und meinen eigenen Untersuchungen. J. H. Fabre gibt an, daß das Beutefleisch durch chemische Einwirkung in eine »Bouillon« verwandelt und vermittelst der Mandibelkanäle aufgesogen wird. Es sollen nach ihm hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie bei gewissen Neuropterenlarven (*Chrysopa*, *Myrmeleo*) usw. und bei den Dytiscidenlarven.

Allein trotz mancher Übereinstimmungen lassen sich sowohl in der Bearbeitung der Nahrung als in der Nahrungsaufnahme Unterschiede zwischen den vorhin genannten Formen und den *Lampyris*-Larven feststellen. Die Dytiscidenlarven und die in Frage kommenden Neuropterenlarven saugen eine viel dünnflüssigere Substanz auf als die *Lampyris*-Larven, nämlich das Blut ihrer Beute und die durch Fermente des Räubers in diesen gelösten Gewebe. Infolge des vollkommen flüssigen Zustandes der Nahrung braucht diese nicht erst mechanisch bearbeitet zu werden und man findet die Innenränder der Mandibeln daher bei diesen Formen auch vollkommen glatt, ohne Vorrichtungen zum Zerkleinern des Fleisches. Die Dytiscidenlarven ergreifen ihre Beute mit den sichelförmigen Mandibeln, die Neuropterenlarven mit den zu Saugrohren zusammengelegten Mandibeln und Maxillen und halten sie dann dauernd fest, bis die ganze Nahrungsflüssigkeit vermittelst der Mandibelkanäle aufgesogen ist.

Anders liegt die Sache bei den *Lampyris*-Larven, sie sind Fleischfresser nach Art der Carabiden (JORDAN), d. h. sie lösen zwar auch das Beutefleisch extraintestinal durch entleerten Mitteldarmsaft; damit dieser aber ordentlich wirken kann, müssen sie das Fleisch zuvor mit den Mandibeln zerkleinern und diese sind dazu an ihren Innenrändern mit einem großen Molar und Chitinziuken versehen (s. Textfig. 22).

Durch mechanische und chemische Bearbeitung wird das Beutefleisch schließlich in einen dickflüssigen, zähen Brei umgewandelt, welcher von der Larve aufgenommen wird. Die Nahrungsaufnahme selbst geht nun in der Regel etwas anders vor sich, als J. H. FABRE annimmt. Während dieser Autor meint, sie würde wie bei Neuropterenlarven und den Dytiscidenlarven einfach durch die Mandibularröhren aufgesogen, konnte ich feststellen, daß sie hauptsächlich durch den Mundraum, und zwar mit Hilfe der Mandibeln und Maxillen erfolgt in ähnlicher Weise, wie H. JORDAN es für *Carabus* beschrieben hat. Die Mandibelkanäle dürften für die Nahrungsaufnahme von untergeordneter Bedeutung sein, sie fungieren hauptsächlich als Zuleitungsröhren für das Mitteldarmsecret beim Biß.

Während der Nahrungsaufnahme hat die Larve ihren nahe an den Prothorax herangezogenen Kopf vollständig in den Nahrungsbrei hineingesteckt und man kann nun weiter beobachten, wie die Mandibeln fortwährend vorgestoßen und geöffnet und darauf geschlossen und wieder zurückgezogen werden. Ähnliche Bewegungen werden von der ersten Maxille, hauptsächlich von deren Tastern ausgeführt.

Durch diese Bewegungen wird immer ein Teil des Nahrungsbreies ergriffen und in den mittleren Teil des Mundraumes hineingeschoben. Hiervon kann man sich auch überzeugen, wenn man eine mit der Nahrungsaufnahme beschäftigte Larve von ihrem Futterbrei gewaltsam wegzieht, dabei zieht man einen langen braunen Faden aus dem Mundraum, wahrscheinlich aus der von Epipharynx und Hypopharynx gebildeten Rinne hervor, welcher mit dem außengelegenen Nahrungsbrei zusammenhängt.

Von Wichtigkeit dürften bei der Zuführung des Nahrungsbreies durch die Mandibeln und Maxillen wohl die Borsten und Haarbüschel sein, welche wir früher an den basalen Teilen dieser Mundwerkzeuge kennen lernten. Ich stelle mir vor, daß sie in ähnlicher Weise, wie man mit Birkenrutenbesen Schlamm zusammenschaffen kann, den zähen Nahrungsbrei in den Mundraum hineinbefördern.

Vom mittleren Teil des Mundraumes aus, der, wie wir früher

sahen, von Epipharynxrinne + Hypopharynx gebildet wird und der die direkte Fortsetzung des eigentlichen Pharynx bildet, kann die Nahrung nunmehr leicht von letzterem aufgesogen werden. Wie dies im einzelnen geschieht und wie die Nahrung weiter durch den Ösophagus und Muskelmagen hindurch in den Mitteldarm gelangt, wurde schon bei Besprechung der einzelnen Abschnitte des Vorderdarms zur Genüge erörtert.

Der ganze Prozeß der Nahrungsverarbeitung und Aufnahme stellt für die Larve eine schwere, oft über 3 Tage in Anspruch nehmende Arbeit dar, während welcher die gewaltigen Muskeln der Mandibeln und des Vorderdarmes fast ununterbrochen zu arbeiten haben. Nach beendeter Mahlzeit erscheint die im Hungerzustand dorsoventral abgeplattete Larve nunmehr im Querschnitt fast rund. Wie Wägungen ergaben (vgl. S. 387/388), hat sie durch die Nahrungsaufnahme ihr Gewicht mehr als verdoppelt. Regelmäßig findet nach der Mahlzeit erst eine gründliche Reinigung des Körpers, insbesondere des beschmutzten Kopfes vermittelst des am 10. Abdominalsegment befindlichen Reinigungsapparates statt, dann erst verkriecht sich die Larve träge auf ein oder mehrere Tage, um die aufgenommene Nahrung weiter zu verdauen und zu assimilieren.

Tübingen, im März 1914.

Literaturverzeichnis.

1. A. Bauer, Die Muskulatur von Dytiscus marginalis usw. Diss. Marburg 1910 und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
2. A. Berlese, Gli Insetti I. Mailand 1905.

   W. Biedermann s. Winterstein.
3. J. Bongardt, Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXV. 1903.
4. A. G. Böving, Natural History of the Larvae of Donaciinae. Int. Revue der Ges. Hydrobiologie u. Hydrographie. Bd. III. 1910/11. S. 1—108.

   E. Bugnion s. unter A. Lang.
5. E. Burgess, The structure of the mouth in the Larva of Dytiscus. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. Vol. XXI. 1882.
6. C. G. Calwer, Käferbuch. 6. Aufl. Stuttgart.
7. E. Candelier, Beiträge zur Kenntnis der Speicheldrüsen der Coleopteren. Diss. Bonn 1910.
8. Alois Casper, Die Körperdecke und die Drüsen von Dytiscus marginalis L. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVII. 1913 und Diss. Marburg 1913.
9. G. C. Crampton, A contribution to the Comparative Morphology of the Thoracic Sclerites of Insects. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 1909.

10. A. Dampf, Zur Kenntnis gehäusetragender Lepidopterenlarven. Diss. Königsberg. 1910.
11. P. Deegener, Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. Teil I. Cybister roeselii Curtis. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XX. 1904.
12. — Teil II. Malocosoma castrense L. Zool. Jahrb., Anat. Bd. XXVI. 1908.
13. R. Dubois, Leçons de physiologie générale et comparée. Paris 1898.
14. James McDunnough, Über den Bau des Darmes und seiner Anhänge von Chrysopa perla L. Archiv f. Naturgesch. 75. Jahrg. Bd. I. 1909.
15. J. H. Fabre, Les Merveilles de l'Instinct chez les Insectes. Kapitel: Le Ver Luisant. Paris 1913.
16. R. Heymons, Der morphologische Bau des Insektenabdomens. Zusammenfassende Übersicht in: Zool. Zentralbl. Bd. VI. 1899. S. 537—556.
17. R. Hochreuther, Die Hautsinnesorgane von Dytiscus marginalis L., ihr Bau und ihre Verbreitung am Körper. Diss. Marburg 1912 und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIII. 1912.
18. R. W. Hoffmann, Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von Tomocerus plumbeus L. II. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXII. 1905.
19. A. Ch. Hollande, Contribution à l'étude du Sang des Coléoptères. Arch. Zool. expér. T. II. 1909.
20. Georg Holste, Das Nervensystem von Dytiscus marginalis L. Diss. Marburg 1910 und Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVI.
21. H. Jordan, Über extraintestinale Verdauung im allgemeinen und bei Carabus auratus im besonderen. Biol. Centralbl. Bd. XXX. 1910.
22. — Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere. I. Jena 1912.
23. S. Kapzov, Untersuchungen über den feineren Bau der Cuticula bei Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.
24. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
25. E. Krüger, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus Preyssl. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
26. H. Küttner, Die giftigen Tiere und ihre Bekämpfung. Die Naturwissenschaften. 31. Hft. 1913.
27. A. Lang, Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Bd. IV: Arthropoda. Jena 1913. E. Bugnion: Hexapoda.
28. K. Leinemann, Über die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. Diss. Münster 1904.
29. G. W. Müller, Der Enddarm einiger Insektenlarven als Bewegungsorgan. Zoolog. Jahrbücher. Suppl. XV. Bd. III.
30. A. Nabert, Die Corpora allata der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CIV. 1913.
31. W. Nagel, Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Zoologica. Bd. VII. 1894.
32. — Über eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Centralbl. Bd. XVI. 1896.

33 NEWPORT, On the Natural History of the Glowworm (Lampyris noctiluca). Journal of the Proceedings of the Linnean Society. Zool. Vol. I. London 1857.

34. ERN. OLIVIER, Contribution à l'histoire des Lampyrides. Extrait du 1. Congrès international d'Entomologie. Brüssel (1910) 1911. S. 273 bis 282.

35. H. PRELL, Das Chitinskelet von Eosentomon, ein Beitrag zur Morphologie des Insektenkörpers. Diss. Marburg 1913 und Zoologica. Hft. 64. Stuttgart 1913.

36. E. REITTER, Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Bd. I bis III. 1908—14.

37. H. RUNGIUS, Der Darmkanal der Imago und Larve von Dytiscus marginalis L. Diss. Marburg 1911 u. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd XCVIII. 1911.

38. O. SCHENK, Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. Anat. Bd. XVII. 1903.

39. FR. SCHIMMER, Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung Myrmecophila Latr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIII. 1909.

40. A. SCHNEIDER, Über den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. Zool. Anz. Bd. X. 1887.

41. CHR. SCHRÖDER, Handbuch der Entomologie. Bd. I. Bog. 1—30. Jena 1913.

42. P. SCHULZE, Chitin- und andre Cuticularstrukturen bei Insekten. Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft 1913.

43. A. TARGIONI-TOZZETTI, Come sia fatto l'organo che fa lume nella lucciole volante. Mem. della soc. ital. di scienze naturali. Milano 1866.

44. R. VOGEL, Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVIII. 1911.

45. — Über die Chordotonalorgane in der Wurzel des Schmetterlingsflügels. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. C. 1912.

46. — Beiträge zur Anatomie und Biologie der Larve von Lampyris noctiluca. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXXIX. 1912.

47. — Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von Lampyris noctiluca. Zoolog. Anzeiger. Bd. XLI. 1913.

48. H. v. WIELOWIEJSKI, Studien über Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVII. 1882.

49. WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. 2. Jena 1910. BIEDERMANN, W.: Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Alle Tafelfiguren wurden, wenn nichts andres bemerkt ist, in Objekttischhöhe bei Tubuslänge 160 mm mit dem ABBÉschen Zeichenapparat gezeichnet. Muskulatur: rot; aufgenommene Nahrung: rot gekörnelt.

Erklärung der Abkürzungen (für Tafel IX):

Bo, Borsten des Bürstenstückes der Mandibel;
Cu, Cuticula;
Dil.I., II usw., Dilatatoren des Pharynx;
Drh, Drüsenhaar;
Drz., Drüsenzelle;
Drz.K., Drüsenzellkern;
Eph., Epipharynx;
Eph.K., Epipharynxkiel;
Eph.Ri., Epipharynxrinne;
Fr., Frontale;
Fr.L., Frontalleiste;
Gru., Grube;
Hem., Hemisphären der Kopfkapsel;
Hyp., Hypodermis;
Hyp.K., Hypodermiskern;
Hyp.ph., Hypopharynx;
Hyp.ph.H., Hypopharynxhörner;
Hzk., Hüllzellkern;
Labr., Oberlippe;
L.d.Hem., ventro-mediane Leiste der Hemisphären (Kopfkapsel);
L.-M.Pl., Labiomaxillarplatte;
Mdb., Mandibel;
Mdb.Bü., Bürstenstück der Mandibel;
Mdb.Ka., Mandibelkanal;
Mdb.Ka.o., Mandibelkanal offen;
Mdb.Se., Mandibelsehne;
M.L.d.Mx.St., mediane Leiste des Maxillarstipes;
Mudr., Mundraum;
Ol.H., Oberlippenhärchen;
Ol.Kan., Oberlippenkanälchen;
Ph.E., Pharynxeingang;
Ri.H., Rinnenhärchen;
R.S., rechter Seitenraum des Mundraumes;
Sekr., Secret;
S.R., Seitenraum des Mundraumes.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen Drüsenhöcker der Abdominalsegmente. Fix.: Chromessigsäure. Färb.: Eos.-Häm. ZEISS, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 2. Schnitt durch ein einzelnes Drüsenhaar mit Drüsenzelle bei stärkerer Vergrößerung. Fix. u. Färb. wie Fig. 1. ZEISS, Oc. 2, H.-Imm. 1/12.

Die Fig. 3—7 stellen ausgewählte Querschnitte durch den Mundraum vor, in der Reihenfolge vom vorderen Kopfrand zum Pharynx hin. Fig. 5 zeigt den ganzen Querschnitt, Fig. 3, 4 u. 6 nur den halben. Fig. 7 zeigt einen Querschnitt durch die ganze Kopfkapsel.

Fig. 3*a*. Querschnitt durch den vordersten Teil des Mundraumes einer 1,2 cm langen Larve. Der Mundraum ist auf der Ventralseite nicht ganz geschlossen, indem sich zwischen Mandibeln und Hypopharynx ein schmaler Spalt befindet, der auch auf den beiden folgenden Schnitten noch vorhanden ist. Epipharynx und Labrum sind mit Frontale median und lateral verwachsen. Die Epipharynxrinne ist nicht mehr zu sehen. Der Mandibelkanal ist bereits vollkommen geschlossen. Fix.: ZENKERsche Flüssigkeit. Färb.: Eos.-Häm. ZEISS. Oc. 1, Obj. E.

Fig. 3*b* u. 3*c* stellen Querschnitte durch die äußerste Spitze des Hypopharynx vor. Vergr. wie in Fig. 3*a*.

Fig. 4. Im wesentlichen derselbe Zustand wie in Fig. 3*a*, nur ist der Mandibelkanal jetzt offen und ist das Ende der Epipharynxrinne zu sehen. Aus derselben Serie wie Schnitt Fig. 3*a*, Vergrößerung wie dort.

Fig. 5. Schnitt aus der mittleren Region des Mundraumes einer 2 cm langen Larve. Oberlippe nur noch lateral mit Frontale verwachsen, die mediane Verwachsung des Epipharynx mit dem Frontale ist getrennt. Hypopharynx bedeutend breiter als auf den beiden vorigen Schnitten, so daß der Spalt zwischen diesem und den Mandibeln ganz schmal wird. Mandibel am Vorderende des Bürstenstückes Curchschnitten, Mandibelkanal noch nicht zu erkennen. Fix.: Abs. Alk. Färb.: Eos.-Häm. Zeiss, Oc. 2. Obj. C.

Fig. 6. Der von einer Larve von 1,5 cm Länge stammende Schnitt liegt etwas hinter der Mitte des Mundraumes. Letzterer durch Verwachsung der Seitenränder des Hypopharynx mit den Mandibeln ventralwärts vollkommen geschlossen. Oberlippe und Epipharynx ohne jeden Zusammenhang mit Frontale. Epipharynx deutlich gesondert in dorsalen Stiel und ventrale Rinne, deren Lumen bereits ansehnlich ist. Seitlich von der Epipharynxrinne die beiden Seitenräume des Mundraumes. Von der Mandibel ist das Bürstenstück mit zahlreichen Borsten zu sehen; auf der Oberlippe stehen, wie an den vorigen Schnitten, die Oberlippenhärchen. Fix.: Subl. Färb.: Eos.-Häm. Zeiss, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 7. Querschnitt durch den ganzen Kopf und den hintersten Abschnitt des Mundraumes einer 2 cm langen Larve. Dieser ist, wie auf den letzten Schnitten, in mediane Epipharynxrinne und die beiden Seitenräume gesondert, erstere hat bedeutend an Umfang zugenommen. Der stark verbreiterte Hypopharynx entsendet ventro-lateralwärts Fortsätze, welche sich mit der Kopfkapsel verbinden. Fix. und Färb. wie in Fig. 5. Zeiss, Oc. 2, Obj. A.

Fig. 8. Teil eines Sagittalschnittes durch den Kopf einer 2,5 cm langen Larve etwas seitlich von der Medianlinie, zeigt die Epipharynxrinne im Längsschnitt, auf den Rändern der letzteren die großen gefiederten Oberlippenhärchen (»Rinnenhärchen«). Die Spalten zwischen den basalen Teilen benachbarter Härchen führen in die Oberlippenkanälchen. Fix.: Subl.-Alkohol. Färb.: Eos.-Häm. Zeiss, Oc. 1, Obj. E.

Tafel X.

Erklärung der Abkürzungen. (Abkürzung für Fig. 16 s. Taf. X.)

Ag., Ausführgänge der Drüsenzellen;
Av., Alveole eines Haares;
BK., Blutkörperchen;
Blg., Blutgerinnsel;
Crib., Cribellum;
Cu, Cuticula;
Drz., Drüsenzelle;
Gel., Gelenkhaut;
Hyp., Hypodermis;
Hyp.K., Hypodermiskern;
K., Kern;
Lab, Unterlippe;
lat.Drs., laterales Drüsensäckchen;
M.ba., Basalmembran;
med.Drs., medianes Drüsensäckchen;
Mu., Muskel;
Mx. Sti., Maxillarstipes;
Mx.T[1]., 1. Glied des Maxillartasters;
N, Nerv;
Pl., Plasma;
Sekr., Secret;
Skf., Secretfaden;
S.O., Sinnesorgan;
Stz.K., Stützzellkern; *Vac.*, Vacuolen.

Fig. 9—15, betreffen die Maxillartasterdrüsen, Fig. 16 den Pharynx. Fix.: in Fig. 13 ZENKERsche Flüssigkeit, sonst überall Subl.Alk. Färb.: Eos.-Häm.

Fig. 9. Flachschnitt durch die Labio-Maxillarplatte einer 2 cm langen Larve, zeigt die Lage der Drüsen im Maxillarstipes. Die beiden Drüsensäckchen jeder der beiden Drüsen wurden tangential auf der Ventralseite angeschnitten, so daß die Ausführgänge der Drüsenzellen nicht zu sehen sind. ZEISS, Oc. 2, Obj. A.

Fig. 10. Flachschnitt durch die beiden Drüsensäckchen einer Drüse, etwas dorsal vom vorigen Schnitt gelegen. Die dünnen Ausführgänge beider Drüsensäckchen vereinigen sich zu einem Bündel, in welches ein Nerv eindringt, welcher sich an Sinnesorganen (Geschmacksorganen) auffasert. ZEISS, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch den Stipes der 1. Maxille und das 1. Maxillartasterglied, zeigt die Anordnung der Drüsenzellen deutlicher. ZEISS, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 12. Basaler Teil einer großen Drüsenzelle (vom Hintergrunde der Drüse) mit erstem Drittel des Ausführganges. ZEISS, Oc. 2, H.-Imm. 1/12.

Fig. 13. Querschnitt durch das Endglied des Maxillartasters einer 1,2 cm langen Larve, zeigt die kreisförmigen Querschnitte der Ausfuhrgänge der Drüsenzellen. ZEISS, Oc. 4, H.-Imm. 1/12.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Maxillartasterspitze einer 2 cm langen Larve, zeigt die Ausführgänge mit den Sekretfäden im Längsschnitt und die Mündung der Ausführgänge auf der Tasterspitze (Cribellum). ZEISS, Oc. 4, H.-Imm. 1/12.

Fig. 15. Frontaler Längsschnitt durch das vereinigte Bündel der Ausführgänge, zeigt die in diese eingelagerten Sinneszellgruppen (S. *O.*), ferner die Kerne von Stützzellen (*Stzk.*). ZEISS, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 16. (Erklärung der Farben und Abkürzungen s. S. 429, Taf. X.) Ein nur wenig seitlich von der Medianlinie gelegener Sagittalschnitt durch den Kopf einer 2 cm langen Larve, zeigt den Epipharynx, Hypopharynx und Pharynx im Längsschnitt und einen großen Teil der Pharynxmuskulatur. ZEISS, Oc. 2, Obj. A.

Tafel XI.

Muskulatur: rot; Nervengewebe: gelb.

Erklärung der Abkürzungen.

Ao., Aorta;
Blg., Blutgerinnsel;
Cr.met., Crista metopica;
Cu, Cuticula;
Dil.I—VIII, Dilatatoren des Pharynx;
Ek., Ektoderm;
Eph., Epipharynx;
Eph.L., Epipharynxleiste;
Fr., Frontale;
G.fr., Ganglion frontale;
Hem., Hemisphären der Kopfkapsel;
H.Ph., Hinterpharynx;
Hyp., Hypodermis;
Hyp.ph., Hypopharynx;
I+E, Intima + Epithel;
Lab., Unterlippe;
L.M., Längsmuskeln;
Mdb., Mandibeln;
Mdb.Ka., Mandibelkanal;
Mdb.Se., Mandibelsehne;
Mudr., Mundraum;
Mudr.Lu., Mundraumlumen;
Mudr.W., Mundraumwandung;
N, Nerven;
Na, Nahrungsinhalt des Pharynx (rot punktiert);
N.rec., Nervus recurrens;
Oe.Lu., Oesophaguslumen;
Os, Mund (Pharynxeingang);
Pha.Bo., Pharynxboden;
Pha.D., Pharynxdecke;
Pha.Lu., Pharynxlumen;

Ri.M., Ringmuskulatur;
Se., Sehne;
Tr.C., transversaler Kompressor des Vorderpharynx;
ve.-la.Fa., ventro-laterale Falten;
V.-Mu., gabelförmiger Muskel des Vorderpharynx;
V.Ph., Vorderpharynx.

Die Fig. 17—21 zeigen Querschnitte durch den Pharynx in oral-caudaler Reihenfolge, in den Fig. 18, 19, 20 wurde in *a* der Kompressions-, in *b* der Dilatationszustand dargestellt. Färbung aller Schnittbilder: Eosin-Hämatoxylin. Die Schnittbilder stammen von Larven verschiedener Größe, welche bei den einzelnen Figuren angegeben ist. Dies ist bei Beurteilung der Schnittbilder zu berücksichtigen.

Fig. 17. Querschnitt durch den vordersten Abschnitt des Pharynx einer 1,5 cm langen Larve unmittelbar hinter dem Pharynxeingang (vgl. Sagittalschnitt Fig. 8, Taf. IX). Die Wandung des Seitenraumes des Mundraumes, welche eine Fortsetzung der Pharynxwandung bildet, sieht man auf der linken Seite zum größten Teil tangential getroffen, ferner ist bei *Mudr.Lu.* der hinterste Zipfel des Lumens des Seitenraumes zu sehen; die entsprechenden Verhältnisse der rechten Seite wurden nicht dargestellt. Fix.: Subl.-Alk. Zeiss, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 18*a*. Querschnitt aus dem hinteren Gebiet des Vorderpharynx von derselben Larve (im Bereich des Ganglion frontale). Kompressionszustand (vgl. Sagittalschnitt Fig. 16). Fix.: Subl.-Alk. Zeiss, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 18*b*. Querschnitt von derselben Stelle einer anderen, 2 cm langen Larve, welche mit der Nahrungsaufnahme beschäftigt war. Pharynx in Dilatation und mit Nahrungsinhalt. Fix.: Alk. abs. Zeiss, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 19*a*. Querschnitt durch den mittleren Teil des Pharynx der 1,5 cm langen Larve, unmittelbar hinter der dorsalen Querleiste desselben, wo das Pharynxlumen seinen größten Umfang hat. Der Schnitt zeigt annäherungsweise den Kompressionszustand. Fix. und Vergr. wie in Fig. 18*a*.

Fig. 19*b*. Querschnitt aus derselben Region von derselben Larve, die für Fig. 18*b* verwendet wurde. Pharynx in maximaler Dilatation. Fix. u. Vergr. wie in Fig. 18*b*.

Fig. 20*a* u. 20*b*. wurden denselben Schnittserien entnommen wie Fig. 18*a*, 19*a* einerseits, 18*b* u. 19*b* anderseits. Sie zeigen bei gleicher Vergrößerung wie dort Querschnitte durch den mittleren Teil des Hinterpharynx im Kompressions- und im Dilatationszustand.

Fig. 21. Querschnitt durch den »Sphincter«-Abschnitt des hinteren Pharynx (in Kompression) einer 1,2 cm langen Larve. Fix.: Zenkersche Flüssigkeit. Zeiss, Oc. 2, Obj. C.

Fig. 22. Querschnitt durch den vordersten Abschnitt des Oesophagus einer 2 cm langen Larve, stärker vergrößert als die vorigen Schnitte. Fix.: Alc. abs. Zeiss, Oc. 2, Obj. E.

Tafel XII.

Erklärung der Abkürzungen:

F.1.O., Falten erster Ordnung; (Primärfalten);
F.2.O., Falten zweiter Ordnung (Sekundärfalten);
G.ventr., Ganglion ventriculare;
I + E, Intima + Epithel;
L.M., Längsmuskelfasern;
Mi.D., Mitteldarm;

Mi.D.E., Mitteldarmepithel;
Mi.D.M., Mitteldarmmuskulatur;
N.ventr., Nervus ventricularis;
Oe, Oesophagus;
Ri.M., Ringmuskelfasern;
Sph., Sphincter;
Spi.M., Spiralmuskelfasern;
Stzl., Stützlamelle;
Vent.Fal., Ventilfalten.

Fig. 23. Längsschnitt durch den Muskelmagen und anschließenden vordersten Teil des Mitteldarmes einer erwachsenen Larve. Fix.: Pikrinessigsäure. Färb.: Eos.-Häm. Zeiss, Oc. 3, Obj. A.

Fig. 24. Querschnitt durch den mittleren Teil des Muskelmagens einer erwachsenen Larve im Kompressionszustand. Fix.: 95% Alk. Färb. u. Vergr. wie Fig. 23.

Fig. 25. Querschnitt durch sekundäre Falten der Muskelmagenintima mit angrenzender Ring- und Längsmuskulatur. Stärker vergrößert als in Fig. 24. Fix. u. Färb. wie Fig. 24. Zeiss, Oc. 1, H.-Imm. 1/12.

Fig. 26. Querschnitt durch das Hinterende des Muskelmagens einer erwachsenen Larve im Bereich der Ventilfalten. Längsmuskulatur ist an dieser Stelle nicht mehr vorhanden. Von den Spiralmuskelfasern sind nur die Umrisse angedeutet. Die rote Punktlinie gibt ungefähr die Ebene an, in welcher der Längsschnitt Fig. 23 liegt. Fix.: 95% Alk. Färb.: Eos.-Häm. Zeiss, Oc. 1, Obj. C.

Fig. 27. Der Muskelmagen einer 2 cm langen Larve von der Dorsalseite gesehen, nach einem Canadabalsampräparat. Fix.: Subl. Färb.: Boraxcarmin. Zeiss, Oc. 3. Obj. A.

Bindegewebe nnd Histologie der Gefäßbahnen von Anodonta cellensis.

Von

Fr. Wetekamp.

Mit 40 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit behandelt das Bindegewebe von *Anodonta cellensis* und schließt sich einer Reihe von Untersuchungen über die Morphologie und Histologie der Najaden an, die in den letzten Jahren im hiesigen Institut bearbeitet wurden. Zu ihren Aufgaben gehörte es auch, die von Schwanecke ausgeführten Untersuchungen über die Morphologie des Blutgefäßsystems insofern fortzusetzen, als die Histologie der Übergangsbahnen im Bindegewebe genauer festzustellen war, durch deren Füllung mit Blut die schon lange bekannte Schwellung des Fußes der Najaden bewirkt wird. Aber auch das übrige Bindegewebe, wie wir es z. B. am Darm finden, wurde einer eingehenden Untersuchung unterzogen; ferner wurde in einem besonderen Abschnitt die Histologie und die Bedeutung der Langerschen Blasen berücksichtigt, deren Natur lange Zeit unbekannt geblieben ist und die erst in neuerer Zeit durch einige Untersuchungen näher bekannt geworden sind.

Was die Literatur über den zu behandelnden Gegenstand betrifft, so sucht man vergeblich nach einer umfassenden Bearbeitung des Bindegewebes. Eine etwas eingehendere Darstellung findet sich zwar in den Arbeiten von Kollmann und Flemming, aber auch diese Untersuchungen wurden nur unternommen, um die Frage nach der Wasseraufnahme durch histologische Untersuchungen zu erörtern. So finden sich denn in der Literatur fast in allen Arbeiten über die Wasseraufnahme auch einzelne Angaben über das Bindegewebe, hier speziell über das Schwellgewebe der Muscheln, die aber kein klares Bild von der Histologie des Bindegewebes bringen, da die Angaben zum Teil ungenau sind und sich auch in vielen Punkten widersprechen. Auf den Wert und die Bedeutung dieser Arbeiten soll in den einzelnen Abschnitten näher eingegangen werden. Außerdem finden sich noch in den Arbeiten, die einzelne Organe der Muscheln behandeln, ich verweise auf die Veröffentlichungen von Thiele über die Mundlappen der Lamellibranchiaten

und von Rankin über das Bojanussche Organ der Teichmuschel, verschiedene Angaben über die Histologie des Bindegewebes, die ebenfalls ihre Berücksichtigung gefunden haben.

Meine Untersuchungen über das Bindegewebe erstrecken sich auf die Morphologie und Histologie desselben im Fuß, Eingeweidesack, Mantel, Mundlappen und Niere, während das Gewebe der Kiemen und des Herzens besonderen Untersuchungen über diese Organe überlassen blieb. Zum Schluß ist kurz auf die Histologie der Arterien und Venen, besonders auch die Frage nach einem Endothel eingegangen; für das letztere sind jedoch nur die verschiedenen Angaben in der Literatur kritisch zusammengestellt, da ich allein die größeren Arterien auf diese Frage hin untersucht habe, mich also in bezug auf die feineren arteriellen Gefäße und auf die Venen an die Literatur anlehnen muß. Auf die Histologie der Übergangsbahnen wird schon in dem Abschnitte über das lacunäre Gewebe als mit diesem Gewebe innig verknüpft eingegangen werden. Auf die Frage nach der Wasseraufnahme ist nur kurz eingegangen worden, da in letzter Zeit Gilbert und auch Schwanecke eine genügende Zusammenstellung auch der neueren Arbeiten gegeben haben; eine nochmalige eingehendere Zusammenfassung dürfte demnach als überflüssig erscheinen.

II. Material und Methode.

Vorliegende Untersuchungen wurden an einer in einem Teiche bei Cölbe in der Umgebung von Marburg vorkommenden Teichmuschel ausgeführt, die als *Anodonta cellensis* Schröt. bestimmt wurde und die schon vielfach vom hiesigen Institut zu morphologischen und histologischen Untersuchungen herangezogen wurde. Zur Bearbeitung wurden, wie sich wohl von selbst versteht, nur frische, lebenskräftige Tiere von meist mittlerer Größe gewählt, von denen sofort nach dem Fang größere oder für spezielle histologische Untersuchungen kleinere Stücke konserviert wurden. Als Konservierungsflüssigkeit wurde vorzugsweise Zenkersche Lösung angewandt, der kurz vor Gebrauch noch einige Tropfen Eisessig hinzugefügt wurden; auch wurde Flemmingsches Gemisch mit Erfolg für feinere Untersuchungen herangezogen. Bei der Behandlung mit diesen Flüssigkeiten erhielt ich von frischen Tieren stets gute, brauchbare Präparate. Jedoch muß noch hervorgehoben werden, daß die Konservierung häufig versagte, wenn die Tiere längere Zeit in Gefangenschaft gehalten wurden, selbst wenn sie noch lebenskräftig waren und dem Öffnen der Schalen einen nicht geringen Widerstand entgegensetzten. Man konnte dies am besten an Stücken aus dem Mantel konstatieren, die kaum noch trotz sonst gleicher Behandlung, die Lagerung und Anordnung der Langerschen Blasen erkennen ließen. Da das Bindegewebe im Muschelkörper fast stets mit Muskulatur untermischt vorkommt, so mußte von vornherein eine Färbung gewählt werden, die beide Teile mit Sicherheit auch bis in die feinsten Fasern hinein unterscheiden läßt und eine Verwechslung von

Muskelfasern mit bindegewebigen Strängen und Fasern vollkommen ausschließt. Als eine für vorliegende Verhältnisse sehr geeignete Färbung ergab sich, nach wiederholt vergeblichen Versuchen mit van Giesonschem Gemisch, das sich als vollkommen unbrauchbar erwies, da es stets ungenaue und auch unübersichtliche Bilder ergab, das von Mallory aufgestellte Farbengemisch, das ich hier anfügen will. Die Schnitte wurden auf einen völlig fettfreien Objektträger mit Wasser aufgeklebt und in folgender Weise gefärbt:

1) Färben in einer 0,1%igen Lösung von Säurefuchsin. Die Dauer der Einwirkung kann verschieden ausfallen, je nachdem man eine mehr oder weniger deutliche Muskelfärbung bekommen will; eine Überfärbung läßt sich leicht durch längere Einwirkung von Wasser und 96%igem Alkohol entfernen. In gewöhnlichen Fällen dürfte eine Zeitdauer von 3—5 Minuten ausreichen. Die Objekte werden kurz in Aqua destillata abgespült und

2) 3 Minuten in eine 1%ige Phosphormolybdänsäurelösung übertragen. Nach abermaligem Abwaschen kommen die Objekte dann

3) in die eigentliche Farbe, in der sie 1½—2 Minuten verweilen. Die Lösung 3 setzt sich wie folgt zusammen:

Anilinblau	0,5
Orange G	2,0
Oxalsäure	2,0
Aqua dest.	100,0

Die Färbung läßt sich ziemlich gut mit bloßem Auge an der blauen Farbe des Bindegewebes verfolgen. Nach kurzem Abspülen in Aqua dest., 96% und absolutem Alkohol werden die nunmehr fertigen Objekte in Xylol aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Diese Färbung ergab ganz überraschende Resultate und trotz der vielfachen Farbentönungen blieb das Bild durchaus klar und übersichtlich. Deutlich hoben sich die bis in die feinsten Fasern hinein rot gefärbten Muskelfasern von dem tiefblau gefärbten Bindegewebe ab. Auch die andern Elemente waren zu unterscheiden; so bekamen die Nerven einen violetten Farbton, die Blutkörperchen mehr einen violettblauen, Epithelien und Kerne waren in allen Fällen rot gefärbt. Jedoch muß noch hervorgehoben werden, daß das Gelingen der Färbung von einer guten Lösung 3 in hohem Maße abhängig ist, die anscheinend erst ein gewisses Alter besitzen muß, um die gewünschten Reaktionen zu geben, dann aber auch sehr zuverlässig arbeitet. Für feinere histologische Untersuchungen wurde die Eisenhämatoxylinmethode von Heidenhain nach vorheriger Konservierung in Osmiumsäure oder Flemmingschem Gemisch angewandt. Zur Untersuchung der elastischen Fasern wurde die von Weigert angegebene Resorcinfärbung angewandt. Die Schnitte blieben verschieden lange Zeit, eine halbe Stunde bis 24 Stunden, in der Lösung und wurden nachher in 96%igem Alkohol ausgezogen; es ist ratsam, denselben öfters zu wechseln, da hierdurch die Bilder bedeutend klarer werden. Die elastischen Fasern waren tiefblau, fast schwarz gefärbt und stachen deutlich gegen das gar nicht oder doch nur schwach gefärbte Gewebe ab. Zur Kontrolle wurden andre Schnitte mit der Unnaschen Orceinmethode gefärbt, die Endresultate waren dieselben. In neuerer Zeit sind einige Arbeiten erschienen, die innerhalb von Zellen durch gewisse Reagenzien hervorgehobene Gebilde behandeln, die als Mitochondrien, Chondriosomen, Chondriokonten jetzt wohl allgemein als Plastosomen bezeichnet werden. Um diese Gebilde zu erhalten und zu

färben, wurden Stücke in modifiziertem FLEMMINGschen starkem Gemisch von folgender Zusammensetzung konserviert und wie folgt weiterbehandelt:

1) Fixieren 3 Tage in
   $^1/_2$% Chromsäure mit 1% Kochsalzzusatz 15 ccm
   2% Osmiumsäure . . . . 3—4 ccm
   Eisessig . . . . 3—4 Tropfen.
2) 1 Stunde wässern.
3) 24 Stunden in Acet. pyrolign. rectif. + 1% Chromsäure zu gleichen Teilen.
4) 24 Stunden wässern.
5) Alkohol steigend, Xylol, Paraffin.

Färben der Schnitte:

1) 24 Stunden in einer 4%igen Eisenalaunlösung.
2) Abspülen mit Aqua dest.
   24 Stunden in einer Lösung von sulfalizarinsaur. Natron (1 ccm einer gesättigten Lösung wird mit 80—100 ccm Aqua dest. verdünnt).
3) Abspülen in Aqua dest.
   Erwärmen des Objektträgers in einer Lösung von Kristallviolett bis Dämpfe aufsteigen (3% alkoholische Kristallviolettlösung mit gleichen Teilen Anilinwasser.
4) Differenzieren in 30%igem Eisessig.
5) Waschen in Leitungswasser, bis der Farbton wieder rot wird.
6) Schnitte mit Fließpapier abtrocknen, kurz in Alkohol absolut., Bergamottöl, Xylol, Kanadabalsam.

Nach diesem Verfahren waren die Plastosomen und die aus ihnen entstehenden Fibrillen tief violett gefärbt, und hoben sich deutlich von der fast ganz durchsichtigen Intercellularsubstanz und auch von dem Zellplasma ab. Die weiteren Untersuchungen in dieser Richtung wurden speziell an Präparaten einer nur 14 mm großen *Anodonta* ausgeführt, die ich von Herrn BRÜCK erhielt. Zum Schluß sei noch angegeben, daß das Vorkommen von Kalk nach Alkoholfixation durch Behandlung mit Silbernitrat nachgewiesen wurde. Die Schnitte kamen etwa 5—10 Minuten in eine 10%ige Silbernitratlösung und dann in eine verdünnte Pyrogallussäurelösung. In dieser traten augenblicklich die verkalkten Stellen als schwarze Komplexe deutlich hervor, größere Ansammlungen von Kalkkörnchen waren schon mit bloßem Auge zu erkennen; eine nachfolgende Plasmafärbung mit basischen Farbstoffen ist zulässig.

III. Das Bindegewebe.

A. Das Darmbindegewebe.

1. Das fibrilläre Bindegewebe.

a. Verbreitung.

Um über die Verbreitung des Darmbindegewebes klar zu werden, wird es praktisch sein, kurz den Verlauf des Darmkanals zu besprechen und daran die Besprechung des fibrillären und des von GUTHEIL be-

schriebenen zelligen Bindegewebes anzuknüpfen. Als Grundlage für den Verlauf und die Lagerung des Darmkanals dient die Arbeit von F. GUTHEIL, mit der ich bezüglich der Morphologie des Darmkanals ganz übereinstimme, wenn sich auch in bezug auf die Histologie des Darmbindegewebes gewisse Differenzen ergeben, die daraus zu erklären sind, daß GUTHEIL diese Dinge nicht zum eigentlichen Gegenstand seiner Beobachtungen machen konnte. »An die Mundöffnung schließt sich ein kurzer im Querschnitt ellipsenförmiger Ösophagus an. Nach einer scharfen Verengerung und unter Umbiegung um beinahe einen rechten Winkel erweitert sich der Darmkanal zu dem ansehnlichen Magen. Unter einer abermaligen Umbiegung gegen den Fuß hin verengert sich der Darmkanal wieder und biegt unter Beibehaltung des von nun an überall gleich großen Querschnittes in etwa halbkreisförmigem Bogen um, um dann mit einem scharfen Knick rückwärts zu laufen, dicht neben dem eben beschriebenen Bogen entlang. Unter kleiner Überschneidung macht er nochmals eine scharfe Wendung. Nunmehr erfährt der sich sonst ungefähr gleichbleibende Darmquerschnitt plötzlich eine äußerlich wahrnehmbare verhältnismäßig starke Vergrößerung, die indessen gegen den Austritt aus dem Eingeweidesack hin kontinuierlich bis zur ursprünglichen Größe wieder abnimmt. Unter etwas mehr als einem rechten Winkel tritt alsdann der Darmkanal beim Austritt aus dem Eingeweidesack schräg von unten in den Herzbeutel und das Herz ein, durchbohrt es der ganzen Länge nach, indem er dann frei im Herzlumen liegt und tritt nunmehr oberhalb der hinteren Aorta, die sich bald in zwei Äste gabelt, wieder aus dem Herzen aus. Am oberen Rande des hinteren Schließmuskels entlang laufend, mündet er darauf ohne wesentliche Erweiterung auf einer Papille am hinteren Ende des Adductors durch den After aus.« (GUTHEIL.)

Betrachten wir nun, nachdem wir uns über die allgemeine Topographie des Darmkanals orientiert haben, die einzelnen Abschnitte genauer und suchen uns über die Verteilung des Darmbindegewebes und vorerst speziell über die Verteilung des fibrillären Bindegewebes klar zu werden. Wie ich schon im Voraus bemerken will, finden wir das fibrilläre Bindegewebe nur in den Falten des Magens und in der Typhlosolis der verschiedenen Darmabschnitte, können daher den Dünndarm außer Acht lassen, denn hier findet sich ebenso wie am Ösophagus keine Typhlosolis. Wie GUTHEIL in seiner Arbeit beschreibt und wie es auch an seinen Abbildungen zu sehen ist, besitzt der Magen mehrere Ausstülpungen. Das zwischen diesen Falten gelegene Gewebe wird nun fast vollständig von fibrillärem Bindegewebe gebildet, das

auch in mehr oder weniger dünner Lage das ganze Epithel des Magens überzieht. In den Wülsten des Magens erlangt es eine sehr starke Ausbildung, und ist gegen die anschließende Leber durch eine feine Muskellage abgegrenzt. Ein Schnitt durch einen solchen Wulst nach einem Mallorypräparat zeigt Fig. 1. Die Schnittrichtung hat allerdings das Magenepithel (*ep*) schief getroffen, so daß dieses hier den Eindruck eines mehrschichtigen Epithels macht, während es in Wirklichkeit nur einschichtig ist. Dieser ganze Wulst wird, wie es an der Abbildung zu

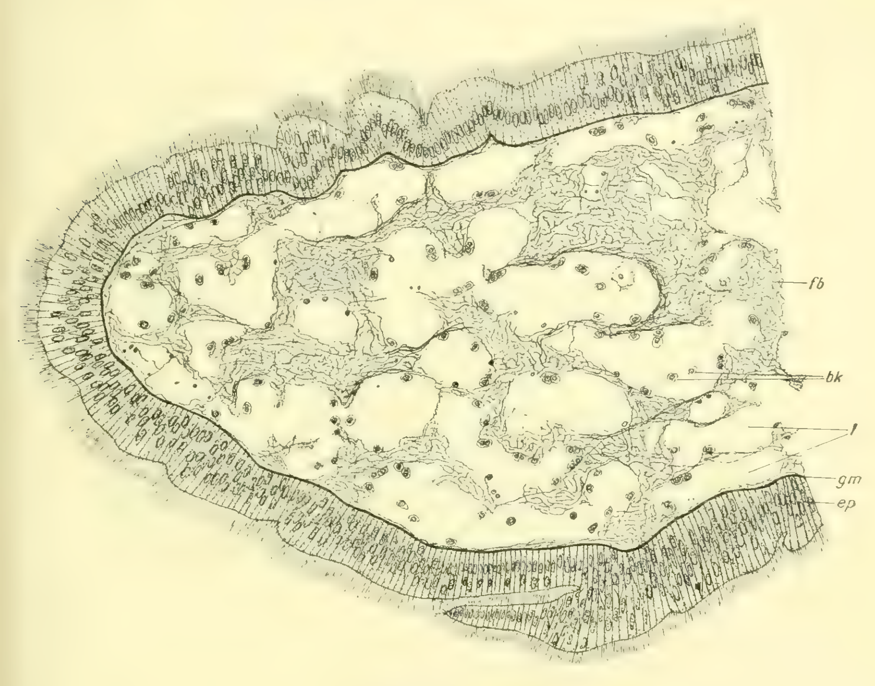


Fig. 1.
Schnitt durch einen Magenwulst. *bk*, Blutkörperchen; *ep*, Epithel; *fb*, fibrilläres Bindegewebe; *gm*, Grenzmembran; *l*, Lacunen. Vergr. 70.

sehen ist, ausgefüllt von einem ziemlich straffem fibrillären Bindegewebe (*fb*), das die Erhöhungen und Vertiefungen des Magens in der Weise ausfüllt, daß von außen her die Form des Magens nicht mehr zu erkennen ist. Dieses Gewebe wird von vielen Blutlacunen (*l*) durchzogen. Die Lacunen zeigen keinerlei regelmäßige Lagerung, sondern verlaufen nach allen Richtungen, wobei sie häufig miteinander verschmelzen und ineinander übergehen. Auf diese Weise entstehen größere Bluträume, wie es in der Mitte von Fig. 1 zu sehen ist. Eine

eigene Begrenzung besitzen die Lacunen nicht, wie dies eigentlich schon in der Bezeichnung Lacune liegt.

An den Magen schließt sich als nächster Darmabschnitt der Kristallstieldarm an, der seinen Namen von einem hellen, fadenförmigen, sehr geschmeidigen Gebilde bekommen hat, dessen Funktion man noch nicht vollständig erkannt hat und das wegen seines Aussehens Kristallstiel benannt worden ist. Einen typischen Querschnitt durch den absteigenden Ast zeigt unsre Fig. 2 (vgl. GUTHEIL, Fig. 9). Der Darmquerschnitt zeigt zwei Falten, die größere rechts gelegene (*kstf*) wird als Kristallstielfalte bezeichnet, weil sie zur Aufnahme des Kristall-

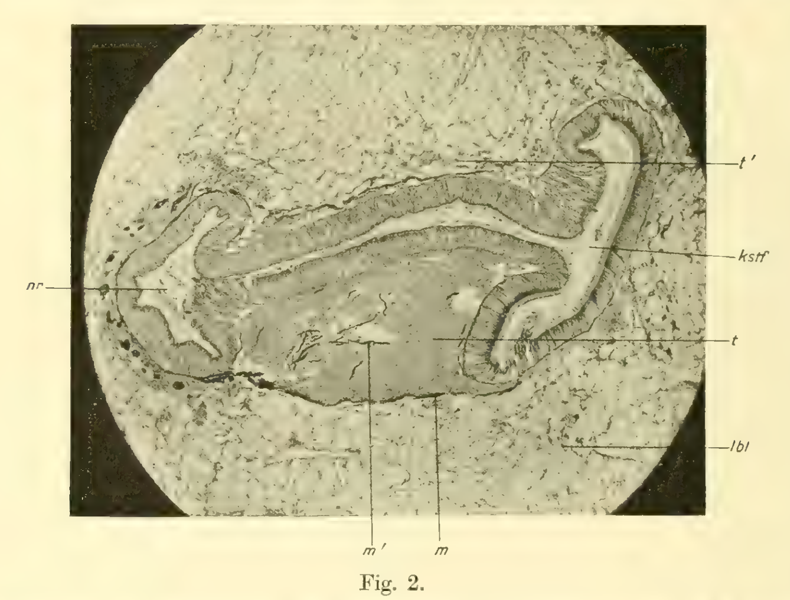


Fig. 2.

Schnitt durch den Kristallstieldarm. *kstf*, Kristallstielfalte; *lbl*, LANGERsche Blasen; *m*, *m'* Muskulatur; *nr*, Nahrungsrinne; *t*, *t'*, Typhlosolis. Vergr. 24.

stieles bestimmt ist, die kleinere, links gelegene Falte wird als Nahrungsrinne bezeichnet (*nr*). In unserm Objekt fehlt der Kristallstiel, ist jedoch in Fig. 14 im Querschnitt (*kst*) deutlich zu erkennen. Der Kristallstieldarm ist ausgezeichnet durch zwei gut ausgebildete Typhlosolen, einer großen, sehr ausgeprägten und scharf umgrenzten ventralen (*t*) und einer kleineren dorsalen (*t'*). Besonders in der ventralen großen Typhlosolis finden wir wieder ein straffes fibrilläres Bindegewebe, das von einer ziemlich festen Muskellage (*m*) von längs- und querverlaufenden Fasern gegen das übrige Gewebe des Körpers abgegrenzt ist. Ebenso finden wir in der dorsalen kleineren Typhlosolis (*t'*) ein fibrilläres Bindegewebe

ausgebildet, das hier jedoch nicht in größeren Komplexen auftritt und auch die Falte selten ganz ausfüllt, außerdem ist es von zahlreichen Lacunen durchzogen. Gerade hier am Kristallstieldarm finden wir die schärfste Abgrenzung des fibrillären Bindegewebes gegen die LANGERschen Blasen, die zum größten Teile das Gewebe des Eingeweidesackes ausmachen. Auch nach der Umbiegung des Darmes finden wir im aufsteigenden Ast dieses Abschnittes im Anfang ganz ähnliche Verhältnisse, nur daß hier die größere Typhlosolis jetzt dorsal gelegen ist. Im weiteren Verlaufe werden jedoch die Typhlosolen immer undeutlicher in ihrer Ausprägung und nehmen allmählich an Größe ab. Dasselbe

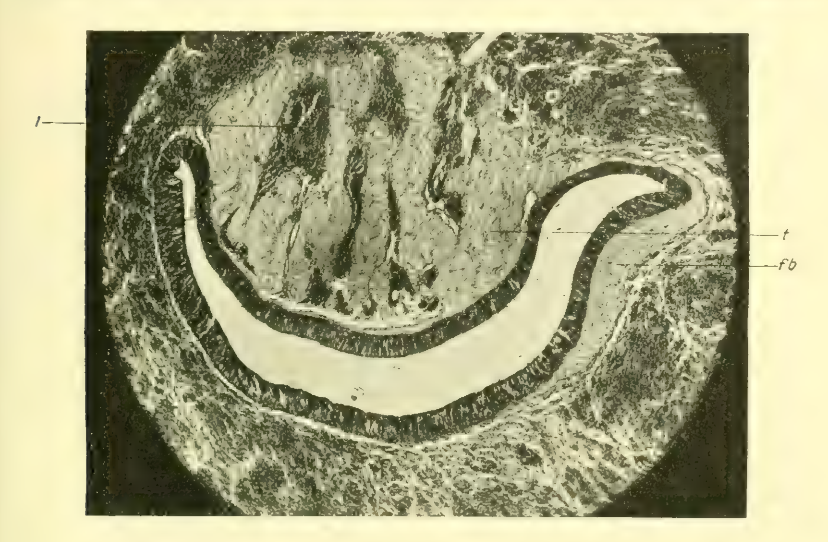


Fig. 3.

Schnitt durch den Enddarm im Eingeweidesack. *fb*, fibrilläres Bindegewebe; *l*, Lacunen, zum Teil mit Blut gefüllt; *t*, Typhlosolis. Vergr. 24.

Verhalten zeigt das fibrilläre Bindegewebe, das ebenfalls mit den Typhlosolen an Ausdehnung verliert, bis es an der Übergangsstelle des Kristallstieldarmes in den Dünndarm ganz geschwunden ist.

Wie schon eingangs erwähnt worden ist, besitzt der Dünndarm keine ausgeprägte Typhlosolis und daher finden wir auch hier kein fibrilläres Bindegewebe. Wir wenden uns nun direkt dem Enddarm zu und betrachten diesen letzten Darmabschnitt in vier verschiedenen Gegenden.

1. im Eingeweidesack, 2. kurz vor dem Herzen, 3. im Herzen und 4. hinter dem Herzen.

Der Enddarm fängt im Eingeweidesack mit einer kleinen Verdickung an, die jedoch im weiteren Verlaufe allmählich wieder an Um-

fang abnimmt. Er ist ausgezeichnet durch eine große dorsale Typhlosolis (Fig. 3, *t*), die im Gegensatz zu der des Kristallstieldarmes nach außen keine deutliche Begrenzung zeigt (vgl. GUTHEIL, Fig. 11). Daher bleibt auch das fibrilläre Bindegewebe hier nicht ganz auf die Typhlosolis beschränkt, sondern wölbt sich, wie es Fig. 3 zeigt, nach außen hin ziemlich weit hervor, außerdem greift es auf der rechten Seite um den Darm herum und füllt auch noch auf der ventralen Seite eine leichte Einsenkung der Darmwand aus (*fb*). Die Lacunen (*l*) der eigentlichen Typhlosolis zeigen hier, wie auch im Kristallstieldarm eine ziemlich regelmäßige Lagerung und einen gleichmäßigen Verlauf, wie SCHWANECKE



Fig. 4.
Schnitt durch den Enddarm kurz vor dem Herzen. *l*, Lacunen; *lbl*, LANGERsche Blasen; *m*, Anfänge der Herzmuskulatur; *t*, Typhlosolis. Vergr. 32.

in seiner Arbeit über das Blutgefäßsystem ebenfalls berichtet. Die Lacunen, die sich von der Arteria visceralis her mit Blut füllen, steigen vom Grunde der Typhlosolis fast senkrecht gegen die Darmwand auf und verteilen sich hier unter dem Epithel; indem sie vielfach miteinander anastomosieren, bilden sie ein feines Netzwerk, das SCHWANECKE in Fig. 24 abbildet. Die Lacunen (*l*) in Fig. 3 sind teilweise mit Blut gefüllt und erscheinen daher dunkel in dem heller aussehenden Bindegewebe. Ebenfalls sieht man die starke Ausbreitung unter dem Epithel; die Lacunen sind hier allerdings nicht gefüllt und machen so den Eindruck einer gewaltsamen Zerreißung des Gewebes, was jedoch nicht der Fall ist, wie genaue Studien und ein Vergleich von vielen Präparaten zeigten.

Der Darmkanal verläßt nunmehr unter einer scharfen Umbiegung den Eingeweidesack und tritt in das Pericard und in das Herz ein. Die früher dorsal gelegene Typhlosolis kommt nun ventral zu liegen (*t*, Fig. 4) und bekommt eine immer deutlichere Ausprägung. Auch hier finden wir ein wohlausgebildetes fibrilläres Bindegewebe, das von jetzt ab und auch während des ganzen Verlaufs durch das Herz nur auf die Typhlosolis beschränkt bleibt. Von außen her greift allmählich die vordere Aorta um den Darm herum, der nur noch schwach von einer in festem Bindegewebe eingebetteten Muskulatur umgeben ist.

Einen etwas weiter nach hinten gelegenen Schnitt als Fig. 12 der

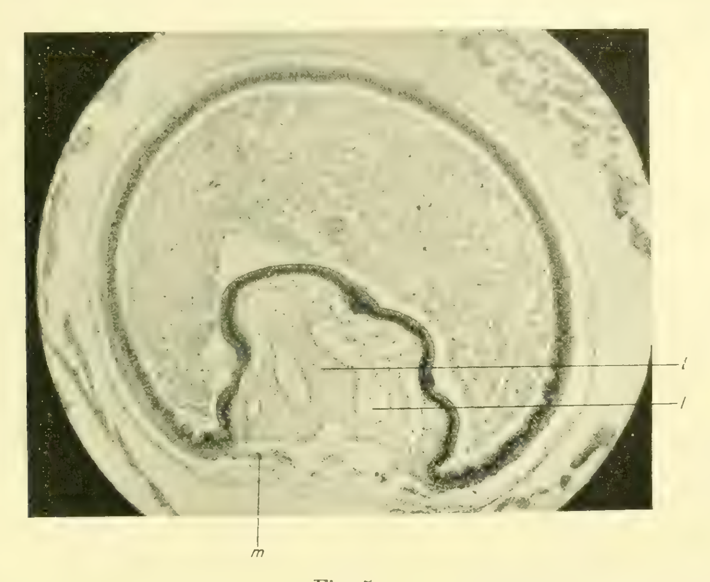


Fig. 5.

Schnitt durch den Enddarm im Herzen. *l*, Lacunen; *m*, Muskulatur; *t*, Typhlosolis. Vergr. 16.

Gutheilschen Arbeit zeigt Fig. 4. Hier sind schon die Anfänge der später stark entwickelten Herzmuskulatur zu sehen (*m*), die auf weiteren Schnitten in sich das eigentliche Herzlumen in Verbindung mit der vorderen Aorta entstehen läßt. Diese Muskulatur tritt unterhalb der Typhlosolis in enge Verbindung mit dem fibrillären Bindegewebe und dringt auch z. T. etwas in dieses ein. Der Darm, der im weiteren Verlaufe nun ganz in das Herz eintritt, wird auf der dorsalen Seite von einer, im Vergleich zum übrigen Darmkanal nach bestimmten Prinzipien geordneten Muskulatur begrenzt, die ihrerseits in einem festen Bindegewebe eingebettet liegt (Fig. 5, vgl. Gutheil, Fig. 13 und 21). In dieser Schicht

konnte Gutheil nur längsverlaufende Muskelfasern feststellen, während die sonst am Darm spärlich auftretenden Ringmuskelfasern eine starke Ausbildung erfahren und sich durch einen Spaltraum von der ersteren gesondert haben sollen. Wir hätten sonach im Herzen zwei deutliche Muskellagen, eine innere, längsverlaufende und eine äußere, ringförmig verlaufende, demnach gerade die entgegengesetzte Anordnung als im Eingeweidesack. Diese Verhältnisse sind schon in der Arbeit von Herbers ausführlich behandelt. Wie jedoch die mit Mallory gefärbten Präparate zeigen, dürfte diese Deutung nicht ganz richtig sein. Auch hier im Herzen finden wir, wie im Eingeweidesack, einige innere ringförmig verlaufende Muskelfasern und äußere längsverlaufeden Fasern, so daß also von einer umgekehrten Anordnung keine Rede sein kann. Jedoch muß noch hinzugefügt werden, daß die wenigen Ringmuskelfasern bedeutend hinter der hier stark entwickelten Längsmuskulatur zurücktreten. Auf die von Gutheil als ringförmige Muskellage bezeichnete Schicht, die mit der eigentlichen Darmmuskulatur nichts zu tun hat, sondern nur zeitweise durch einige Muskelfasern mit ihr in Verbindung tritt, kann ich hier nicht näher eingehen, da sie nach C. Schneider und den Ergebnissen von Herrn Krug als eine innere Herzwand dem Herzen zuzurechnen ist und in einer besonderen Arbeit ausführlicher behandelt werden soll.

Das fibrilläre Bindegewebe der Typhlosolis (*t*) ist nach außen von der Darmmuskulatur begrenzt (*m*), die in einzelnen Fasern oder auch ganz in leicht dorsal gewölbtem Bogen in dasselbe eindringt. Außerdem finden sich hier im Herzen wieder zahlreichere Lacunen (*l*), die des öfteren ineinander übergehen, und ziemlich große Bluträume bilden, ein Verhalten, das in Fig. 5 zu erkennen ist. Besonders an Frontalschnitten, in denen die Typhlosolis längsgetroffen ist, kann man ein häufiges Anastomosieren der Lacunen sehr deutlich verfolgen; hier sind große Räume zu erkennen, die dicht unter dem Epithel verlaufen, und in denen Ansammlungen von Blutkörperchen zu finden sind. An solchen Schnitten läßt sich auch leicht die äußere Längsmuskulatur verfolgen, die also hier längsgetroffen ist und sich mit Mallorybehandlung als rote Fasern vom blauen Bindegewebe leicht unterscheiden läßt. Dieses Verhalten ist während des ganzen Verlaufes im Herzen konstant. Nach Schwanecke soll in der Typhlosolis des Herzens eine Arterie verlaufen, die ich jedoch auf Schnitten nicht finden konnte, trotzdem sie eigentlich bei der Malloryfärbung hätte auffallen müssen.

Beim Austritt aus dem Herzen tritt insofern wieder eine Änderung ein, daß hier wie auch vor dem Herzen das Bindegewebe des Eingeweide-

sackes mit dem eigentlichen Darmbindegewebe wieder in Verbindung tritt und eine deutliche Abgrenzung des Darmbindegewebes selbst in der Typhlosolis nicht mehr möglich ist. Am Enddarm oberhalb des hinteren Adductors zeigt das fibrilläre Bindegewebe ganz eigenartige Verhältnisse. Durch den ganzen Verlauf des Darmkanals waren wir gewohnt, die Typhlosolis ganz ausgefüllt zu sehen von diesem straffen Bindegewebe, hier suchen wir jedoch vergeblich danach (Fig. 6). Das Bindegewebe nimmt nach dem Austritt aus dem Herzen schnell ab und ist in Fig. 6 nur noch in schwacher Ausdehnung am Grunde der Typhlosolis (*t*) zu sehen, während es auf späteren Schnitten ganz fehlt.

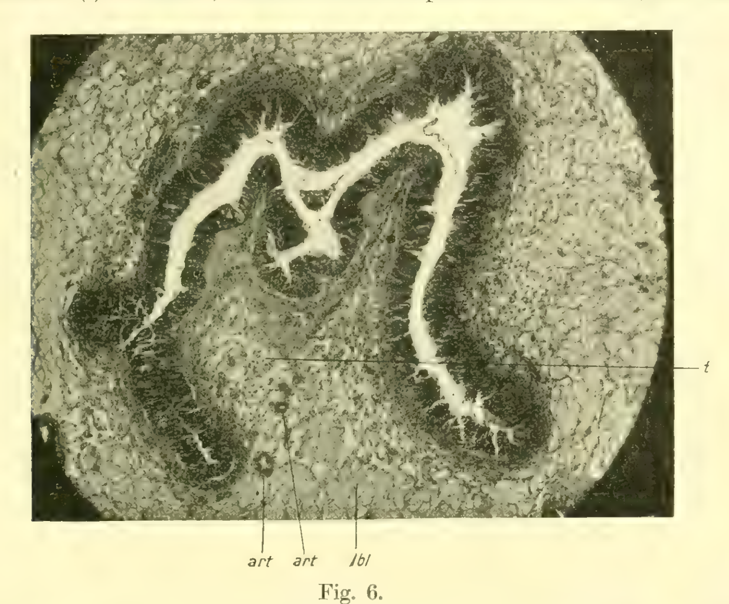


Fig. 6.

Schnitt durch den Enddarm hinter dem Herzen. *art*, Arterien; *lbl*, LANGERsche Blasen; *t*, Typhlosolis. Vergr. 36,5.

Es ist dies umso eigenartiger, weil wir hier eine sehr stark ausgebildete Typhlosolis vor uns haben, während doch das Bindegewebe im Eingeweidesacke, ja noch im Herzen bestrebt war, jede Falte des Darmes so fest auszufüllen, daß eine makroskopische Freilegung wegen dessen Zähigkeit überhaupt nicht möglich ist. In unsrer Figur sehen wir von unten die LANGERschen Blasen (*lbl*) in die Typhlosolis eindringen, außerdem sind unten links und etwas darüber zwei kleine Arterien (*art*) quer geschnitten, die sich wieder nach Malloryfärbung deutlich mit ihren roten Muskelfasern von dem umgebenden Bindegewebe abheben. Die zwischen den LANGERschen Blasen in der Typhlosolis gelegenen Lücken

beruhen zum Teil auf Zerreißung des Gewebes, doch sind auch hier größere und kleinere wahre Lacunen zu erkennen. Die Darmmuskulatur zeigt dieselben Verhältnisse wie vorher, nur mit dem Unterschiede, daß die Typhlosolis nicht von der Muskulatur abgeschlossen wird, wie wir es in Fig. 2, 4 und 5 sahen, sondern die Muskelfasern folgen dem Epithel in seinem Verlaufe und biegen an den beiden Umbiegungsstellen in die Typhlosolis mit ein und verbreiten sich erst oben zwischen das spärliche fibrilläre Bindegewebe. In Fig. 14 ist ebenfalls an einem Schnitt durch den ganzen Fuß eines noch ziemlich jungen Tieres die Verteilung des eben betrachteten Bindegewebes zu erkennen. Wir sehen, daß an dem dreimal getroffenen Dünndarm (d_1, d_2, d_3) keinerlei fibrilläres Bindegewebe ausgebildet ist, sondern daß dasselbe auf die Typhlosolis des Enddarmes (*ed*) und auf die des Kristallstieldarmes ($kstd_1$ und $kstd_2$) beschränkt bleibt. Die Typhlosolis des Enddarmes (*ed*) ist hier schon sehr gut ausgebildet, während sie am Kristallstieldarm, besonders an dessen aufsteigendem Aste ($kstd_2$) eben erst angelegt ist und noch keine starke Ausprägung erlangt hat.

Auf Schnitten durch ein noch jüngeres Tier suchen wir vergeblich nach einem fibrillären Bindegewebe. Die Querschnitte des Darmes zeigen, daß der Darm hier noch aus einem einfachen Rohr besteht, ohne jede ausgebildete Typhlosolis, die erst viel später durch die Einfaltung des Darmepithels gebildet wird und auch erst dann finden wir die ersten Anfänge dieses fibrillären Bindegewebes. Bei weiterer Vergrößerung der Typhlosolis wird auch das fibrilläre Bindegewebe vermehrt, so daß dieses von nun an stetig die Typhlosolis ausfüllt und durch seine Zähigkeit nicht unwesentlich zur Erhaltung des Darmlumens bei den starken Lageveränderungen des Darmes während der Schwellung beiträgt und in hohem Maße die Darmmuskulatur unterstützt. Auf diesen Punkt kommen wir bei der Behandlung der elastischen Fasern nochmals zu sprechen.

b. Histologie des fibrillären Bindegewebes.

Nachdem wir uns so über die Verteilung des fibrillären Bindegewebes klar geworden sind, wollen wir etwas näher an Hand einiger Abbildungen auf die Histologie dieses Gewebes eingehen. Wie ein Blick auf Fig. 1 lehrt, zeigen die Fibrillen des Füllgewebes am Magen (*fb*) keinen regelmäßigen Verlauf, sondern durchkreuzen sich nach allen Richtungen. An den Lacunen (*l*) liegen sie in etwas größerer Anzahl sowie in stärkerer Ausbildung und tragen so zur Erhaltung des Lumens derselben bei. Sie liegen eingebettet in einer völlig homogenen Inter-

cellularsubstanz, die in den Präparaten vom Magen eine etwas hellere Färbung zeigt, als in denen der übrigen Darmabschnitte. Dieses Verhalten ist dadurch zu erklären, daß hier die zwischen den größeren Lacunen (*l*) liegenden Gewebskomplexe von vielen feinen, dicht aneinanliegenden Lacunen durchzogen werden, so daß das Gewebe sich nicht in dichteren Lagen ausbilden kann. Die Fibrillen an und für sich sind viel kürzer als an andern Stellen des Darmes und dadurch bekommt das Gewebe ein ganz andres Aussehen. Außerdem zeigen die Fibrillen viel häufiger Umbiegungen und Knickungen. Nur an den größeren Lacunen sind die Fibrillen etwas länger ausgebildet; sie zeigen einen mehr geradlinigen Verlauf, und bilden auf kürzere oder längere Strecken hin eine Abgrenzung des Gewebes gegen die Blutbahn. Ein noch wesentlicherer Unterschied dieses Magenbindegewebes vom übrigen fibrillären Bindegewebe ist dadurch bedingt, daß hier nur eine spärliche Anzahl von Kernen zu finden ist und daß noch weniger häufig embryonale in Umbildung begriffene Zellen angetroffen werden. Die Kerne, die in Fig. 1 angedeutet sind, gehören fast ausnahmslos Blutkörperchen (*bk*) an, die sich bei der Konservierung an die Wand des umgebenden Gewebes angelegt haben. Außerdem sucht man hier vergeblich nach Muskelfasern. Dasselbe hat schon Gutheil erkannt, wenn er sagt: »Dieses straffe, fibrilläre Bindegewebe läßt mit Sicherheit keine Muskelfibrillen erkennen und ist gegenüber dem beim Darm gewöhnlich auftretenden Bindegewebe charakteristisch durch eine weit hellere Färbung und eine spärliche Anzahl von Kernen«. Der Verallgemeinerung dieses Satzes auch auf das übrige, am Darm vorkommende fibrilläre Bindegewebe kann ich mich jedoch nicht anschließen, was weiter unten zur Sprache kommen wird.

Direkt unter dem Epithel zieht sich eine feine Lage fast gleichmäßigen Gewebes hin (*gm*), in der Bindegewebsfibrillen nicht zu erkennen sind und die von früheren Autoren fälschlich als Basalmembran beschrieben worden ist. Zwar hat schon Kollmann erkannt, daß diese falsche Basalmembran durch Verdichtungen des darunterliegenden Gewebes entsteht und schreibt ihr auch bindegewebige Herkunft zu; in neueren Arbeiten ist dies gar nicht berücksichtigt und auch Gutheil spricht immer von Basalmembranen, womit er die bindegewebige Grenzschicht meint, die mit einer wirklichen, vom Darmepithel gebildeten Basalmembran nichts zu tun hat. Die tiefblaue Färbung dieser Grenzschicht zeigt mit Sicherheit, daß es sich hier um echtes Bindegewebe handelt. Auch an den Zeichnungen von Gutheil (Fig. 28, 29, 31 u. 34) kann man erkennen, daß sich diese Schicht durch eine dunklere Fär-

bung deutlich erkennbar, ziemlich scharf einmal gegen das Epithel und dann gegen das darunterliegende Bindegewebe absetzt. Auf diese Verhältnisse werden wir nochmals zusammenfassend bei Behandlung der Grenzschicht zu sprechen kommen.

In der Literatur finden sich nur spärliche Angaben über das am Darm und in der Darmleiste auftretende Bindegewebe. Allerdings gibt schon von Hessling an, daß das Darmepithel von *Unio* einem sogenannten formlosen Bindegewebe aufsitzt, in welchem sich »zahlreiche und dichte Netze feiner, kaum meßbarer, sogenannte Kernfasern« verteilen und das eine große Anzahl vielfach ramifizierender Bindegewebskörperchen enthält. Nach außen zu soll dann auf dieses formlose Bindegewebe noch eine verschieden dicke Lage von fibrillären, mit elastischen Elementen untermischten Gewebes folgen. Eine weitere Angabe findet sich in der Arbeit von Kollmann. Nach ihm soll das von ihm als »Gallertgewebe« bezeichnete Bindegewebe der Najaden an der Darmleiste am deutlichsten vor dem Beschauer liegen. Am frischen Gewebe erscheinen in einer durchsichtigen, gleichartigen Grundsubstanz Spindel- und Sternzellen von einer hellgelben Färbung, die zahlreiche Fortsätze nach allen Richtungen entwickeln. Dasselbe Verhalten beschreibt Flemming. Nach ihm »zerfahren die Fortsätze der gestreckten und eckigen Zellkörper je in mehrere, oft viele wiederum feinere Ausläufer, von oft außerordentlicher Länge, so daß förmliche Büschel von den Zellen ausstrahlen«. Dieses Gewebe soll sich in seiner Beschaffenheit einigermaßen dem Knorpel nähern. Ein großer Teil der Fasern läßt sich auf diese Zellenausläufer zurückführen, jedoch konnte Flemmng nicht genau entscheiden, ob alle Fasern als solche zu erkennen sind, da sie sich vielfach durchkreuzen und von den ihnen zugehörigen Zellen abgeschnitten sein können.

Ein typisches Bild von diesem Gewebe aus der Typhlosolis des Enddarmes gibt Fig. 7 wieder. Hier liegen in der völlig homogenen Grundsubstanz mehrere embryonale in Umwandlung begriffene Zellen (*emb*), die mehr oder weniger lange Ausläufer aussenden, die sich ihrerseits wieder in feine Fibrillen auflösen, die im weiteren Verlaufe wegen ihrer Feinheit in der Grundsubstanz nicht mehr zu erkennen sind. Wie schon ein kurzer Blick auf die Abbildung zeigt, können die Fibrillen eine enorme Länge erreichen und sich in fast gerader Richtung über eine große Strecke hinziehen. Dies bedingt zum Teil den großen Unterschied, der zwischen dem Bindegewebe des Magens und dem der Darmleiste besteht. Dort hatten wir kurze, vielfach gebogene und geknickte Fibrillen gefunden, hier dagegen sehen wir grade das Gegenteil: lange,

in gerader Richtung hinziehende Fibrillen, die sich nach allen Richtungen durchkreuzen und vielfach miteinander in Verbindung treten. Am Magen waren sie entschieden zahlreicher, was allerdings auch dadurch erklärt werden kann, daß ein und dieselbe Fibrille vielleicht mehrmals angeschnitten ist und dadurch den Eindruck von mehreren Fibrillen vortäuschen kann.

Jedoch zeigen die Fibrillen nicht immer eine so regellose Anord-

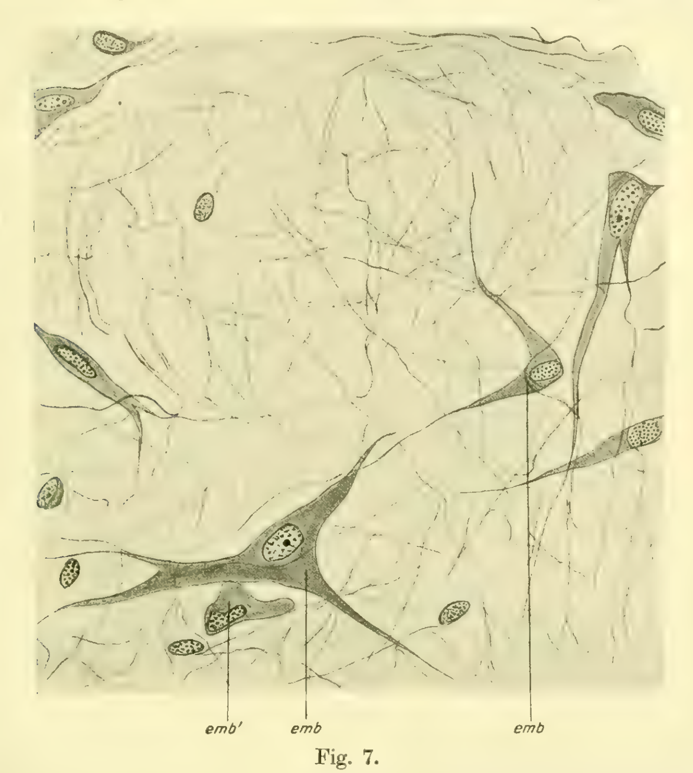


Fig. 7.

Fibrilläres Bindegewebe der Typhlosolis. ***emb, emb'*****, embryonale Bindegewebszellen. Vergr. 224.**

nung. Besonders gut ist an Fig. 4 zu erkennen, daß sich die Fibrillen hier in der Hauptsache in gerader Richtung durch das Gewebe zur nächsten hinziehen. Dazwischen finden sich noch wenige Fasern, die in andrer Richtung das Gewebe durchziehen, jedoch bedeutend hinter diesen in bestimmter Richtung verlaufenden zurücktreten. Die Grundsubstanz in der Typhlosolis erscheint etwas dunkler gefärbt, was durch die starke Ausbildung, die das Gewebe erlangt und durch das Zurücktreten der sonst zahlreichen Lacunen bedingt wird. Dies läßt wieder

auf eine ziemlich feste Konsistenz dieses Gewebes schließen. Außerdem finden sich besonders in der Typhlosolis des Kristallstieldarmes (Fig. 2, *m'*), aber auch an den andern Stellen zwischen den Fibrillen mehr oder weniger zahlreiche Muskelfasern, die allerdings stets vereinzelt vorkommen, jedoch mit Mallory leicht als solche zu erkennen sind. Dagegen verneint GUTHEIL das Vorhandensein von Muskelfasern im fibrillären Bindegewebe; aber nicht nur in der Nähe der Muskellage (Fig. 2, *m*), die die Typhlosolis abschließt, verlieren sich einzelne Fasern in dem angrenzenden Gewebe, sondern sowohl mitten im fibrillären Bindegewebe, als auch direkt unter dem Epithel sind Muskelfasern mit

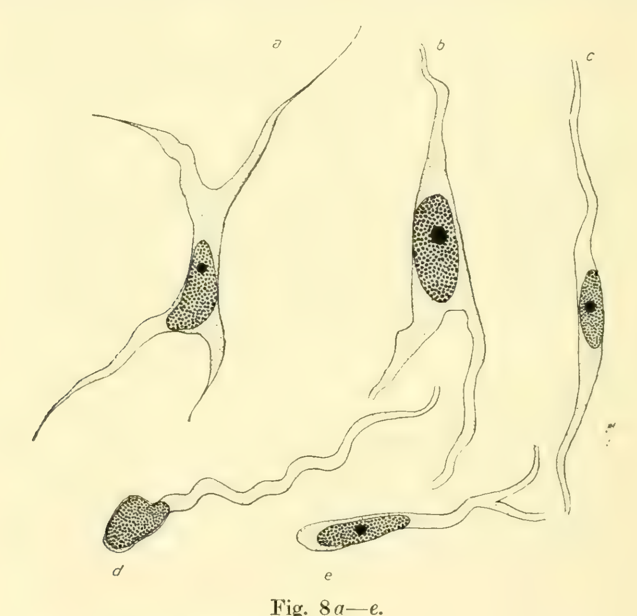


Fig. 8 *a—e*.
Embryonale Bindegewebszellen. *a, b, d, e*, Vergr. 1170; *c*, Vergr. 700.

Sicherheit als solche zu erkennen. Und auch in Fig. 2 lassen sich trotz der schwachen Vergrößerung einige wenige Fasern (*m'*), die sich durch ihre Stärke auszeichnen, erkennen.

In dieser Grundsubstanz liegen nun überall embryonale Zellen eingestreut (Fig. 7, *emb*), die sich auf allen möglichen Umwandlungsstadien befinden. Mehrere solcher Zellen sind in Fig. 8 zusammengestellt, die dem fibrillären Bindegewebe des Magens entnommen sind, wo sie allerdings, wie schon gesagt, viel vereinzelter auftreten, nicht in solchen Mengen, wie es in Fig. 7 zu sehen ist. Die Zellen können sich, wie es Fig. 8 zeigt, in mehrere Ausläufer zergliedern oder aber sich nur nach

einer Richtung hin erstrecken; man könnte somit zwischen unipolaren, bipolaren und multipolaren Zellen unterscheiden. Nach Mallory-Behandlung lassen sie sich sehr gut an dem körnigen Protoplasma in der heller gefärbten homogenen Grundsubstanz erkennen und man kann sie bis in sehr feine Ausläufer hinein verfolgen, die sich allmählich in der Grundsubstanz verlieren. Ich kann Kollmann nicht zustimmen, wenn er sagt: »Die Fortsätze sind an einer Stelle vorzugsweise nach einer Seite hin gerichtet«, im Gegenteil habe ich bemerkt, daß die Fortsätze der Zellen in der Regel nach allen Richtungen hin ausgebildet werden, so daß von einer Tendenz der Zellen sich vorzugsweise nach einer Seite zu erstrecken keine Rede sein kann. In seiner Fig. 4 zeichnet Kollmann die Fortsätze übrigens auch nach den verschiedensten Richtungen. In den meisten Fällen bilden sich an einer Zelle 3—4 Fortsätze aus (Fig. 8, *a*, *b*), die sich im weiteren Verlaufe nun weiterhin teilen, oder aber allmählich feiner werdend ungeteilt weiter verlaufen und so eine ziemliche Länge erreichen können.

In diesem Gewebe trifft man nun häufig Blutkörperchen an, und es ist in einzelnen Fällen ziemlich schwierig zu entscheiden, ob man eine embryonale Bindegewebszelle oder ein Blutkörperchen vor sich hat, besonders wenn das letztere nicht mit Nahrungsballen oder sonstigen Stoffen angefüllt ist und sich dadurch von Bindegewebszellen leichter unterscheiden ließe. Ein Vergleich der Kerne führt ebenfalls zu keinem Resultate, da auch im Bindegewebe die Kerne alle möglichen Formen annehmen können und sich in Größe meist auch nicht von wirklichen Blutkörperchenkernen mit Sicherheit unterscheiden lassen. Als einziges Unterscheidungsmerkmal ließe sich vielleicht anführen, daß in den embryonalen Bindegewebszellen der Kern dicht mit Chromatin angefüllt ist, das ja auch die Kerne in Fig. 8 erkennen lassen, während sich das Chromatin in den meisten Blutzellen auf einige größere Klümpchen zusammengedrängt hat. Aber wie ich nochmals hervorheben will, ein sicherer Unterschied zwischen Blutkörperchen und embryonalen Bindegewebszellen läßt sich wohl schwerlich angeben, selbstverständlich dürfen die Bindegewebszellen in ihrer Umwandlung noch nicht allzuweit vorgeschritten sein, denn, wenn sie schon längere Ausläufer entwickelt haben, sind sie natürlich leicht von Blutkörperchen zu unterscheiden. Aber bei der in Fig. 7 mit *emb'* bezeichneten Zelle kann man jedoch in Zweifel kommen, ob man hier eine Bindegewebszelle oder ein Blutkörperchen vor sich hat, wenn auch die Größe der Zelle mehr für eine Bindegewebszelle spricht.

Im übrigen halte ich es für sehr wahrscheinlich, im Gegensatz zu

Lang, der eher einen umgekehrten Vorgang annehmen möchte, daß ein allmählicher Übergang zwischen Blutkörperchen und den Zellen des Bindegewebes besteht der dadurch bedingt wird, daß einzelne isolierte Zellen von Blutkörperchen ähnlichem Charakter sich an bestimmte Stellen im Gewebe festsetzten, sich vergrößern, Fortsätze aussenden und sich so allmählich zu einer wirklichen Bindegewebszelle umbilden. Vielleicht haben wir hier in Fig. 7 einen solchen Vorgang im Anfangsstadium vor uns, die Zelle (*cmb'*) hatte sich eben festgesetzt und einen größeren Umfang angenommen; sie würde sich nun anschicken, Fortsätze in das umliegende Gewebe hinein auszusenden, und sich dann von einer wirklichen Bindegewebszelle in keiner Weise mehr unterscheiden.

Die Kerne der in Umwandlung begriffenen Bindegewebszellen sind ziemlich groß und erscheinen dicht mit Chromatin vollgepropft zu sein, das in großen Schollen den Kern anfüllt, außerdem enthalten sie meist noch einen, seltener zwei große Nucleoli (Fig. 8). Bei der mit *d* bezeichneten Zelle ist ein Nucleolus allerdings nicht zu erkennen; es ist jedoch möglich, daß der Kern dieser Zelle angeschnitten ist, und sich noch weiter erstreckt hat. Ein Auffinden der andern Hälfte im nächstfolgenden oder vorhergehenden Schnitt ist wegen des unregelmäßigen Verlaufes der Fibrillen vollkommen unmöglich. Bei weiterer Differenzierung nimmt der Chromatingehalt allmählich ab, das Protoplasma der Zellen ist durch Bildung von Ausläufern und Fibrillen und Umbildung in die homogene Grundsubstanz aufgebraucht und auf späteren Stadien finden wir dann den Kern ohne Zellgrenzen, nur von einer mehr oder weniger breiten Zone körnigen Protoplasmas umgeben, in der Grundsubstanz eingebettet; von der früheren fest umschriebenen Zelle ist nichts mehr zu erkennen (Fig. 9). Die Kerne haben meist eine ovale Form (Fig. 8, *a* und *b*), können sich aber mehr und mehr in die Länge strecken (Fig. 8 *c* und *l*) oder auch ganz unregelmäßige Formen annehmen (Fig. 8, *d*). Kollmann konnte nicht an allen Zellen einen Kern nachweisen, jedoch wird er schon von Apathy widerlegt, der überall Kerne aufgefunden hat und gerade hier in der Darmleiste die größten Kerne beschreibt. Ich kann mich seinen Ausführungen vollkommen anschließen, doch muß noch hinzugefügt werden, daß die Größe der Kerne in bedeutenden Grenzen schwankt, daß hier neben großen auch kleinere vorkommen, die die Kerne des übrigen Bindegewebes und auch die der Blutkörperchen keineswegs an Größe übertreffen.

Innerhalb der in Umwandlung begriffenen Zellen entstehen nun die eigentlichen Fibrillen, die sich nach Mallorybehandlung allerdings

schwer erkennen lassen, doch ist an einzelnen Zellen ein Zerfall in Fibrillen mit Sicherheit festzustellen. Wie nun innerhalb dieser Zellen die Fibrillen entstehen, läßt sich schwer sagen; nach der nach BENDA angegebenen Eisenalaun-Sulfalizarin-Kristallviolettmethode kann man zwar die Entstehung der Fibrillen verfolgen, jedoch muß man es dahingestellt sein lassen, ob man es hier noch mit embryonalen Zellen zu tun hat, da sich das Zellprotoplasma nicht von der Grundsubstanz

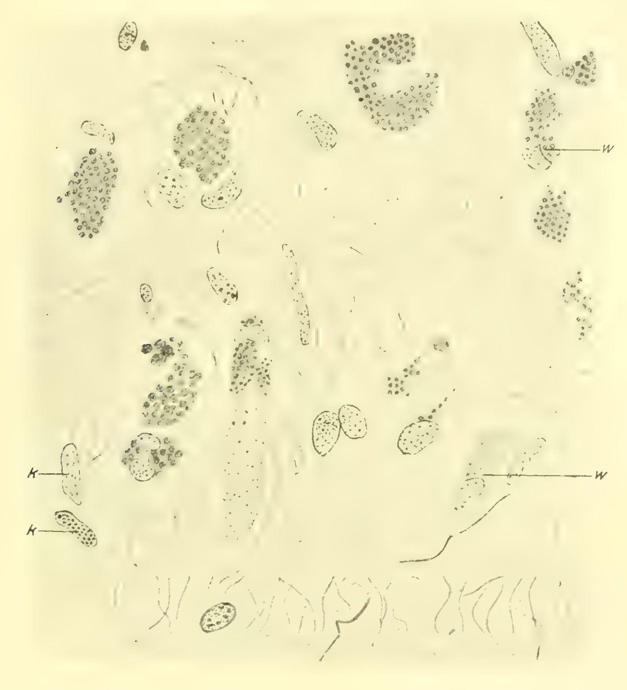


Fig. 9.

Fibrilläres Bindegewebe der Mundlappen. *k*, Kerne; *w*, Wanderzellen. Vergr. 213.

unterscheiden läßt und auch eine Zellgrenze nicht zu erkennen ist. Doch sprechen viele Anzeichen dafür, daß wir hier eine gleiche Entstehungsweise der Fibrillen annehmen können, wie im laculären Gewebe. Daher soll auch an dieser Stelle nicht weiter darauf eingegangen werden; diese Verhältnisse werden später bei der Entstehung der Fibrillen des lacunären Gewebes mit Berücksichtigung finden.

c. Elastische Fasern.

In der Typhlosolis finden wir nun noch eine andre Art von Fasern, die als elastische Fasern angesprochen werden müssen. Sie sind in ihrer

Natur schon von KOLLMANN erkannt worden. FLEMMING hatte in seiner Habilitationsschrift bereits darauf hingewiesen, daß es schwer wäre zu entscheiden, ob sich sämtliche Fasern auf Zellausläufer zurückführen ließen; einige Jahre später beschreibt dann KOLLMANN in der Darmleiste das Vorkommen von selbstständigen Fasern, die nichts mit Zellausläufern gemein hätten. Sie sollen nach ihm eine gleichmäßig cylindrische Gestalt besitzen und feinen elastischen Fasern aus dem Mantel von *Pinna* gleichen. In seiner Fig. 4 hat er auch einige Fasern eingezeichnet. Nach meinen Erfahrungen haben die elastischen Fasern ein etwas andres Aussehen, sie gleichen vielmehr denen, die er von *Pinna* abgebildet hat. Ebenfalls beschreibt APATHY in der hyalinsten Intercellularsubstanz, in derjenigen der Darmleiste, ohne jede Anordnung gelagerte, meist feine und kurze Fäserchen, von denen sich nicht immer nachweisen läßt, ob sie mit Zellen im Zusammenhang stehen. APATHY hält für wahrscheinlich, daß diese Fasern in der Intercellularsubstanz auch durch irgend einen indirekten Einfluß vielleicht vermittelst einer Fermentbildung der Zellen, welche diese produziert hätten, entstehen können, während KOLLMANN der Ansicht ist, daß diese Fasern ohne Beteiligung von Zellen durch Verdichtung der Grundsubstanz auftreten können. In der ganzen Typhlosolis und auch in dem fibrillären Bindegewebe am Magen findet sich eine nicht geringe Anzahl von elastischen Fasern, die sich deutlich nach WEIGERTS Färbung als dunkle Linien abheben und mit Bindegewebsfibrillen nicht verwechselt werden können, da diese letzteren gar nicht oder doch nur schwer bei dieser Färbung zu erkennen sind. Die elastischen Fasern durchkreuzen sich also wie die Bindegewebsfibrillen nach allen Richtungen; gegen die Grenzschicht hin werden sie zahlreicher und liegen auch mehr in einer Ebene, indem sie in ihrem Verlaufe der Darmwand folgen. In der Grenzschicht bilden sie ein dichtes Netzwerk, so daß diese bei schwacher Vergrößerung gesehen, fast nur aus elastischen Fasern zu bestehen scheint, und sich als dunkles Band unter dem ganzen Darmepithel hinzieht. Durch ihr zahlreiches Vorkommen und durch ihre Verbindung mit noch darunterliegenden Fasern hüllen sie den ganzen Darm in ein elastisches Maschenwerk ein. Durch eben diese starke Ausbildung wird einmal die Zähigkeit und Festigkeit des fibrillären Bindegewebes bedingt, in andrer Richtung unterstützt dieses elastische Gewebe in hohem Maße die Tätigkeit der Darmmuskulatur, die hinter den elastischen Fasern fast zurücktritt und trägt als wesentlichster Faktor dazu bei, daß bei den enormen Lageveränderungen des ganzen Darmkanals während der Schwellung das Lumen des Darmes eine stetige Weite zeigt und nur so eine geregelte Ernährung möglich wird.

d. Histogenese der elastischen Fasern.

Über die Entstehung der elastischen Fasern ist schon in den ersten Anfängen der Histologie gearbeitet worden; die Untersuchungen reichen bis auf SCHWANN zurück, der schon eine intracelluläre Entstehungsweise annahm. Die folgenden Untersuchungen scheinen aber immer mehr zu beweisen, daß die elastischen Fasern direkt in der Grundsubstanz entstehen oder aber sich aus Kernen von primären Bindesubstanzzellen entwickeln, wie dies vor allem HENLE anzunehmen geneigt war, daneben traten H. MÜLLER, KÖLLIKER, BAUR u. a. für eine extracelluläre Entstehungsweise ein.

Trotz der vielen Arbeiten, die die Entstehung der elastischen Fasern aus Kernen oder aus der Grundsubstanz direkt annahmen, hat es doch nicht an Forschern gefehlt, die für eine intracelluläre Entstehung der Fasern eingetreten sind, doch würde es zu weit führen, diese Arbeiten auch nur kurz zu erwähnen. Es sei mir noch gestattet, die Arbeit von LOISEL hier anzuführen, der die Entstehung dieser Fasern bei Fischen und Säugetieren untersucht hat. Er nimmt eine zweifache Entstehungsweise an. Zunächst zerfallen die »elastogenen Zellen« an ihren Enden in eine große Anzahl von Fibrillen, die auch später am Umfange der Zellen selbst aufgefunden werden. Diese Fibrillen, die zuerst bindegewebigen Charakter zeigen, wandeln sich allmählich außerhalb der Zellen, in denen sie entstanden sind, in elastische Fasern um. Neben diesen »elastogenen Zellen« finden sich noch andre Zellen von spindelförmiger Gestalt, die nie einen fibrillären Zerfall erkennen lassen und die nach zwei Seiten lange Ausläufer entwickeln. Diese Zellen nennt LOISEL »Elastoblasten«. Er ist geneigt anzunehmen, daß diese Zellen durch direkte Umwandlung des Plasmas in elastische Fasern übergehen, während die Kerne allmählich verschwinden.

Über die Entstehung der elastischen Fasern bei *Anodonta* kann ich leider nichts aussagen, da an meinen Präparaten dieselben bereits fertig vorlagen; Kerne konnte ich ebenfalls keine entdecken, wohl ein Beweis dafür, daß diese später schwinden. Somit würde man sich der Ansicht LOISELS anschließen, daß Kerne und Zellen später verschwinden, läßt es jedoch dahin gestellt, ob wir eine Entstehungsweise aus elastogenen Zellen annehmen können, oder aber für eine Umwandlung ganzer Zellen eintreten wollen. Das spärliche Vorkommen derselben bei *Anodonta* dürfte wohl kaum ausreichen, um für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Herkunft und Ausbildung dieser Fasern Aufschluß geben zu können.

Das fibrilläre Gewebe in den Mundlappen.

Noch an einer ganz andern Stelle im Körper von *Anodonta* treffen wir fibrilläres Bindegewebe an, das zwar nicht in so starker Ausdehnung wie am Darm vorkommt, jedoch auf den ersten Blick als solches erkannt wird. Zu beiden Seiten der Mundöffnung befinden sich die Mundlappen, je zwei Hautduplikaturen, die als Vorstülpungen des Ösophagus anzusehen sind. Diese tragen an den einander zugekehrten Seiten leistenförmige Erhebungen, die kurz vor der Verwachsungsstelle der beiden Lappen beginnen und sich fast bis zur Spitze fortsetzen. Innerhalb dieser Leisten ist ein stark lacunäres Gewebe ausgebildet, das jedoch an ihrem Grunde von einer Lage fibrillären Bindegewebes eingeschlossen wird; hier am Grunde der Leisten treffen wir auf eine Zone echt fibrillären Bindegewebes, das sich vom Grunde einer Leiste dicht unter dem Epithel der Zwischenleistenrinne hinweg zur Basis der nächsten Leiste kontinuierlich hinzieht. Die Dicke dieser Lage ist allerdings nicht konstant, besonders an den Zwischenleistenrinnen erlangt sie eine größere Mächtigkeit als zwischen diesen. Wenn man bedenkt, daß die Leisten Bewegungen ausführen, so ist schließlich das Vorkommen von fibrillärem Bindegewebe gar nicht so merkwürdig, auch hier dient es wegen seiner Zähigkeit zur Formerhaltung der Mundlappen und bietet eine feste Ansatzstelle für die zur Bewegung der Leisten dienenden Muskelfasern. Im großen und ganzen genommen ist diese Lage doch ziemlich dünn und läßt sich daher auf Flächenschnitten viel besser beobachten. Ein Teil eines Flächenschnittes zeigt Fig. 9; wie schon ein Blick auf die Zeichnung zeigt, unterscheidet sich dieses Gewebe deutlich von dem Gewebe der Typhlosolis, wie wir es in Fig. 7 vor uns hatten. Die embryonalen Bindegewebszellen (*emb*, Fig. 7) fehlen hier vollständig. Die Bindegewebskerne (*k*), die alle ohne Zellgrenzen in der Grundsubstanz eingebettet liegen, zeigen alle möglichen Formen; wir haben auch hier, und das ist eine vorherrschende Form, meist ovale Kerne. Daneben finden sich aber auch solche, die sich sehr in die Länge gestreckt haben, wie z. B. der Kern in der Mitte der Figur; zwischen diesen Kernen und den ovalen finden sich alle möglichen Übergänge. Die Fibrillen zeigen keinerlei Regelmäßigkeit in ihrer Anordnung, sondern durchkreuzen sich auch hier nach allen Richtungen. Außerdem liegt in dem Gewebe eine ziemliche Anzahl von Muskel- und Nervenfasern, ferner trifft man häufig Wanderzellen (*w*) an, die meist dicht mit Excretkörnchen oder Nahrungsballen vollgepropft sind und in Lacunen des Gewebes liegen, die sie mehr oder weniger ganz ausfüllen. Diese Lacunen durchdringen

die bindegewebige Schicht und bilden eine Verbindung der Leistenlacunen mit dem übrigen Gewebe der Mundlappen. Die Körnchen der Wanderzellen färben sich nach Mallory deutlich grün und gelb, dazwischen sind allerlei Übergänge vorhanden. Das häufige Auftreten dieser vollgepropften Wanderzellen ist dadurch zu erklären, daß diese in besonders starkem Maße durch das Epithel der Mundlappen auswandern und so eine Menge Excretstoffe und unverdauter Nahrungsstoffe aus dem Körper entfernen. Auf das Vorkommen von Kalk werden wir später zusammenfassend zurückkommen.

2. Das »zellige« Bindegewebe.

In der Arbeit von F. Gutheil wird am Darmkanal ein zweites Bindegewebe beschrieben, das noch eine viel größere Ausdehnung besitzen soll als das fibrilläre und das kontinuierlich in das lacunäre Gewebe des Eingeweidesackes übergehen soll. Was die Ausdehnung dieses

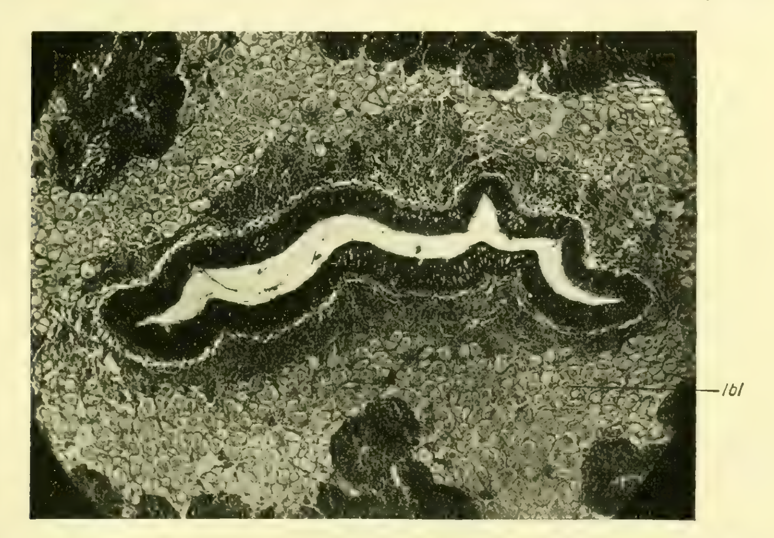


Fig. 10.
Schnitt durch den Dünndarm, von Blutkörperchen ganz umgeben. *lbl*, Langersche Blasen. Vergr. 46.

Gewebes betrifft, so soll es sich über den ganzen Darmkanal erstrecken und das eigentliche Darmbindegewebe ausmachen; besonders am Dünndarm, an dem ja keinerlei fibrilläres Bindegewebe zu erkennen war, erlangt es nach Gutheil eine gleichmäßige Ausbildung; es umgibt am Kristallstieldarm die Nahrungsrinne und die Kristallstielfalte und tritt ebenfalls am Enddarm in ziemlicher Ausdehnung, besonders an

dessen concaver Seite auf. Beschrieben wird dieses »Bindegewebe« als »kernreich, aus dunklen Zellen mit faserigen Ausläufern zusammengesetzt«. Meist sind die einzelnen Zellen »deutlich gegeneinander abgegrenzt und schließen dicht zusammen, wobei sich mitunter die ineinandergreifenden faserigen Ausläufer der Zellen beobachten lassen. Auch hier (am Dünndarm) finden sich im Bindegewebe zahlreiche Lymphzellen, deren Unterscheidung von den Bindegewebszellen allerdings nur dann möglich ist, wenn sie sich durch andre Funktion von diesen unterscheiden«. Zunächst ist über die Ausbreitung dieses »Gewebes« zu sagen, daß es gar nicht so konstant auftritt, wie GUTHEIL

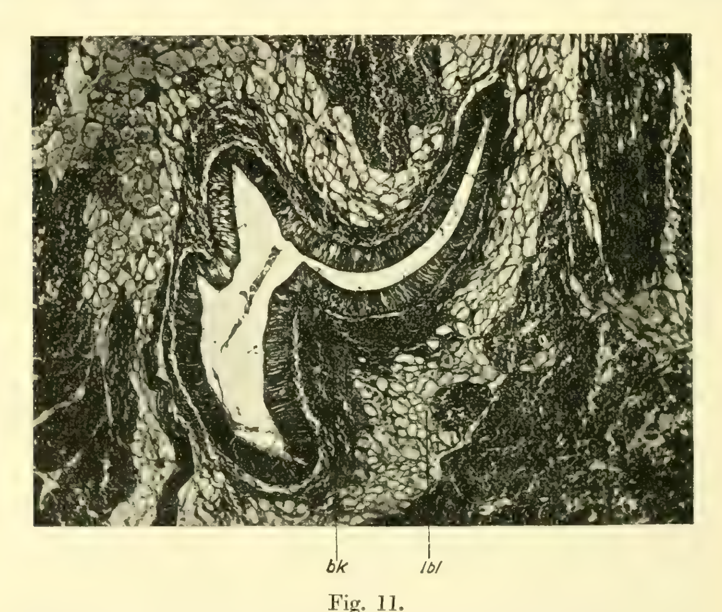


Fig. 11.

Schnitt durch den Dünndarm. *bk*, Blutkörperchen; *lbl*, LANGERsche Blasen. Vergr. 52.

annimmt. Am Kristallstieldarm ist von einem Vorkommen nichts zu sehen (Fig. 2) und selbst am Dünndarm, wo es doch in einer gleichmäßigen Ausbreitung vorkommen sollte, kann von einem konstanten Auftreten keine Rede sein. In meiner Fig. 10 ist zwar der ganze Dünndarm von einer solchen Lage umgeben, dagegen vermißt man das konstante Auftreten, wenn man Fig. 11 näher betrachtet. Hier haben wir ebenfalls einen Schnitt durch den Dünndarm vor uns, aber das »kernreiche Gewebe« bleibt auf eine kleine Einfaltung fast vollständig begrenzt (*bk*). Nebenbei sei noch erwähnt, daß der Dünndarm gar nicht immer ein einfaches Rohr darstellt, wie GUTHEIL geneigt ist anzunehmen,

sondern daß auch dieser Darmabschnitt sehr wohl deutliche Faltungen und Einbuchtungen seiner Wand zeigt. In Fig. 3 sehen wir am Enddarm wieder eine starke Ausbildung dieses »zelligen Bindegewebes«; der ganze Darm ist hier in einer Lage von ziemlicher Ausdehnung eingebettet, doch schließen sich die Zellen hier gar nicht so dicht aneinander und lassen sehr häufig Lücken zwischen sich. Aber auffallenderweise bleibt dieses Gewebe gar nicht auf den Darm beschränkt, sondern geht kontinuierlich in das Gewebe des Eingeweidesackes über und verteilt sich einmal zwischen die LANGERschen Blasen, während es nach der andern Seite hin in das fibrilläre Bindegewebe der Typhlosolis eindringt und sich in den Lacunen der Darmleiste verbreitet (Fig. 3, *l*).

Durch dieses merkwürdige Verhalten aufmerksam geworden, untersuchte ich dies Gewebe etwas genauer und da zeigte sich vor allem nach MALLORY-Färbung, daß es gar nicht die schöne blaue Farbe des übrigen Bindegewebes angenommen hatte, sondern eine mehr violette Farbe zeigte. Außerdem fand sich, daß von einem konstanten Auftreten am Darm gar keine Rede sein konnte, an einzelnen Darmquerschnitten von einem Vorkommen gar nichts zu sehen war (Fig. 2). Die weitere Untersuchung zeigte dann, daß die vermeintlichen faserigen Ausläufer gar nicht zu den Zellen gehörten, sondern, daß diese wirklichem Bindegewebe zuzurechnen sind, und auch die blaue Farbe des Bindegewebes zeigten. Durch dieses Verhalten wurde ich mehr und mehr bewogen, an der bindegewebigen Natur dieses Gewebes zu zweifeln, bis ich dann überzeugt wurde, daß dieses vermeintliche Darmbindegewebe nichts andres sein konnte, als Anhäufungen von Blutkörperchen (vgl. GUTHEIL, Fig. 19). Das häufige Vorkommen von Blutkörperchen am Darm ist ja nicht weiter zu verwundern, da hier der hauptsächliche Ort der Nahrungsverarbeitung ist und von hier aus die »Nahrungsballen« von Wanderzellen durch den ganzen Körper verbreitet werden. Man sieht daher auch viele Blutkörperchen mit aufgenommenen »Nahrungsballen« von recht verschiedener Größe dicht vollgepropft, so daß von dem eigentlichen Plasma dieser Zellen nichts mehr zu erblicken ist.

Auch der allmähliche Übergang in das übrige Gewebe des Eingeweidesackes läßt sich jetzt leicht erklären. An das Darmbindegewebe grenzen die LANGERschen Blasen, die durch eine dünne bindegewebige Lage von einander getrennt sind. Zwischen diesen LANGERschen Blasen, also in dem bindegewebigen Strang, der die Blasen voneinander trennt, circuliert die Blutflüssigkeit. Gegen den Darm hin treten jedoch die LANGERschen Blasen mehr und mehr zurück, die Lacunen werden zahl-

reicher und weiter, bis schließlich der eigentliche Darm von einem rein lacunären Bindegewebe umgeben ist. In diesen Lacunen nun sammeln sich die Blutkörperchen in solcher Menge an, daß mitunter eine Abgrenzung von Zellen wegen ihrer dicht gepreßten Lage überhaupt nicht mehr möglich wird und dadurch leicht ein zelliges Gewebe vorgetäuscht werden kann. Aber dieser Täuschung wird man sofort enthoben, wenn man solche Stellen berücksichtigt, an denen die Blutkörperchen weniger dicht liegen und dadurch auch das wirkliche Bindegewebe zu sehen ist. Eine solche Stelle zeigt Fig. 12, das einer beliebigen Stelle des Darmes entnommen ist. Unten in der Zeichnung sind noch die letzten Langer-

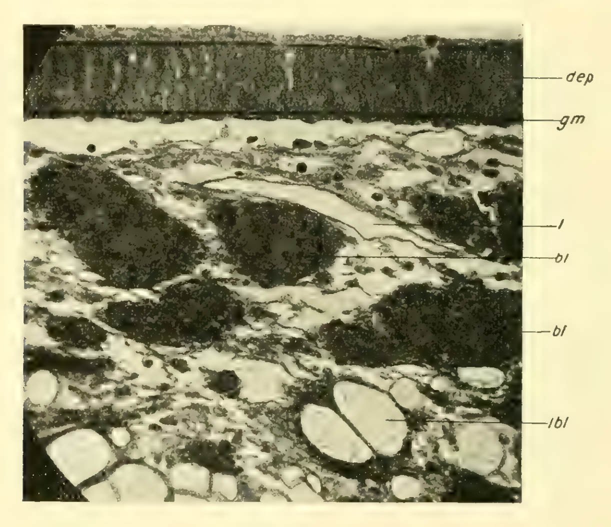


Fig. 12.
Blutkörperchen und Lacunen am Darm. *bl*, Blutkörperchen; *dep*, Darmepithel; *gm*, Grenzmembran; *i*, Lacunen; *lbl*, Langersche Blasen. Vergr. 160.

schen Blasen (*lbl*) zu sehen, die schon ziemlich ausgedehnte Lacunen zwischen sich erkennen lassen. Nach oben zu verschwinden die Blasen vollständig und wir haben hier dann das typische lacunäre Gewebe, das vom Darmepithel durch eine homogen erscheinende Grenzschicht (*gm*) getrennt wird. Oben ist noch ein Teil des Darmepithels (*dep*) zu erkennen, das auch hier durch die schiefe Schnittrichtung mehrschichtig erscheint, in Wirklichkeit doch nur einschichtig ist. In der lacunären Schicht finden sich nun die Anhäufungen von Blutkörperchen (*bl*), die die Lacunen (*l*) meistenteils ganz ausfüllen; dann sieht das Gewebe aus wie wir es in Fig. 10 und 11 vor uns haben. In Fig. 12 nun sind die Lacunen (*l*) nur teilweise mit Blutkörperchen ausgefüllt, daher sind auch

die bindegewebigen Stränge gut sichtbar, die die einzelnen Lacunen voneinander trennen, und die dazu geeignet sind, faserige Ausläufer dicht anliegender Blutkörperchen vorzutäuschen. Hier sind die Blutkörperchen fast vollständig geschwunden und nur noch in vier größeren Komplexen (*bl*) vorhanden, während die übrigen Lacunen (*l*) leer erscheinen. Ebenso ist in Fig. 3 zu erkennen, daß die Blutkörperchen zeitweise ziemlich dicht die Lacunen (*l*) des fibrillären Bindegewebes ausfüllen können. Durch diese Lacunen hindurch wandern die Blutkörperchen gegen das Darmepithel zwecks Nahrungsaufnahme hin und zurück.

Wenn dies »zellige Bindegewebe« nun nur aus Blutkörperchen bestehen soll, dann muß man doch auch annehmen, an andern Stellen des Körpers Ansammlungen von Blutkörperchen zu finden, die ein gleiches Aussehen zeigen müßten wie hier am Darm und aus denen man ebenfalls, mit vielleicht noch größerer Sicherheit, den oben gezogenen Schluß folgern könnte. Nun finden sich in der Tat an allen Stellen des Körpers, zwar nicht immer regelmäßig, aber doch ziemlich häufig, Ansammlungen von Blutkörperchen, die ein ganz gleiches Aussehen zeigen, wie hier am Darm, und die sich ebenfalls durch eine andre Farbe von dem umliegenden Bindegewebe abheben. Solche Ansammlungen habe ich an allen Stellen des Körpers angetroffen und auch hier ergab das Studium immer gleiche Resultate. Zwischen den Langerschen Blasen des Eingeweidesackes, an den Geschlechtsorganen, in der Leber, im Mantel sowohl als auch im Schwellgewebe, überall lassen sich solche mehr oder weniger großen Komplexe auffinden, die sich in nichts von denen des Darmkanales unterscheiden.



Fig. 13.
Blutkörperchen in der Niere. *bk*, Blutkörperchen; *c*, Concrementhaltige Blutkörperchen. Vergr. 672.

Ebenso finden sich in den Lacunen der Niere solche Anhäufungen, wie Fig. 13 zeigt. Hier ist eine Falte des Nierenepithels so dicht mit Blutkörperchen angefüllt, daß es zum Teil ganz unmöglich war, die einzelnen Blutkörperchen gegen einander abzugrenzen, darum sind auch in der Abbildung die Zellgrenzen dort, wo die Blutkörperchen am stärksten zusammengedrängt liegen, nur eben angedeutet, während sie nach unten zu mehr und mehr auseinandergehen und hier mit Sicherheit als Blutzellen (*bk*) erkannt werden können. Außerdem liegen überall »Nahrungsballen« und Excretstoffe (*c*) in den einzelnen Zellen in verschiedener Menge verteilt. Um diesen Komplex hätte man sich nach oben zu das Nierenepithel zu denken, das in der Zeichnung fortgelassen ist. Der wichtigste Faktor für die Richtigkeit dieser Annahme ist wohl die Tatsache, daß sowohl in Arterien als auch im Herzen selbst derartige Anhäufungen von Blutkörperchen anzutreffen sind. Gerade dieses letzte Vorkommen auch im Herzen, und zwar in zahlreichen Komplexen, was ja nach der Behauptung eigentlich gefordert werden müßte, zeigt sicher zur Genüge, daß das sogenannte »zellige Bindegewebe« am Darm mit Darmbindegewebe oder überhaupt mit Bindegewebe nichts zu tun hat. Von einem eigentlichen Darmbindegewebe kann wohl mit Ausnahme des fibrillären Bindegewebes und der bindegewebigen Lage, die sich im Pericard und im Herzen um den Enddarm herumzieht und hier zur Stütze der Darmmuskulatur dient, nicht mehr gesprochen werden.

B. Das lacunäre Gewebe.

1. Die Langerschen Blasen.

a) Literaturübersicht.

In einer im Jahre 1856 erschienenen Arbeit über das Gefäßsystem der Teichmuschel beschreibt LANGER das Vorhandensein von Blasen im Mantel, die ihm höchst rätselhaft erschienen. »Legt man ein Stück frischen, noch nicht collabierten Mantels am besten so unter das Mikroskop, daß man einen Querschnitt des noch aufgequollenen Gewebes zwischen den beiden Epithelialschichten mit einem Deckgläschen fixiert, so findet man noch in dem besprochenen Fasergewebe gerundete helle Blasen von verschiedenen Größen; Zellenkerne haben sie keine, und da sie stellenweise auch miteinander verschmelzen, so können sie kaum für Zellen gehalten werden.« LANGER vermutete daraufhin, daß er hier die lange gesuchten Schwellnetze im Körper von *Anodonta* vor sich hätte, durch deren Füllung mit Wasser die enorme Volumvermehrung des Fußes und der beiden Mantelränder bedingt würde. Im Anschluß an diese Beobachtung versuchten nun KOLLMANN und auch GRIESBACH diese Schwellnetze zu injizieren, während zur gleichen Zeit von FLEMMING nachgewiesen wurde, daß diese großen, runden Blasen wirkliche Zellen sind, und daß sie eines Kernes nicht entbehren. Es kam daraufhin zu einem ziemlich heftigen Streit zwischen KOLLMANN und FLEMMING, der erst nach mehreren Jahren zugunsten FLEMMINGS entschieden

wurde. Daß LANGER keine Kerne in den Blasen vorfand, beruhte nach Angaben FLEMMINGS darauf, daß einmal die Methode von LANGER noch ganz unzureichend war, dann aber besonders an dem ungünstigen Untersuchungsobjekt, da bei *Anodonta* die Kerne im frischen Zustande wegen ihrer wandständigen Lage sehr schwer zu erkennen sind, während solche bei *Mytilus* viel leichter aufzufinden wären. KOLLMANN und auch GRIESBACH fanden in diesen LANGERschen Blasen ebenfalls keine Kerne; sondern die Kerne, die FLEMMING als in den Blasen liegend annimmt, liegen in dem umgebenden Bindegewebe, überall trafen sie jedoch Blutkörperchen in den Blasen an. Aber trotzdem wollte es GRIESBACH nie gelingen, durch Injektion vom Herzen aus diese Räume mit Injektionsmasse anzufüllen.

Im Gegensatz zu den Arbeiten von GRIESBACH und KOLLMANN ist FLEMMING durch seine Injektionen zu ganz entgegengesetzten Resultaten gekommen. Er injizierte mit Berliner Blau und Glyzerinleim »bald vom Herzen aus, bald durch Einstich in die Kreisvene des Mantels, den Rand oder den oberen centralen Teil desselben«. Aber bei sämtlichen Injektionen ist es ihm nie gelungen, die LANGERschen Blasen zu füllen, sondern die Masse drang stets zwischen den Blasen vor, wie er das an solchen Stellen, wo die Masse eben anfing sich auszubreiten, sehr leicht konstatieren konnte. In der Injektionsmasse liegen nun überall auseinandergerückte Lücken, die den LANGERschen Blasen entsprechen und somit nicht als Teile der Blutbahn angesprochen werden können. Untersucht man nunmehr einen Schnitt durch das frische Gewebe, so sieht man an den Stellen, an denen keine Injektionsmasse vorgedrungen ist, eine Menge großer blasser Kugeln die dort, wo sie dichtgedrängt liegen, reihenweise aneinander geordnet sind. Besonders deutlich erkennt man bei *Mytilus*, daß einer jeden solchen Blase ein scharf umschriebener Kern zukommt. FLEMMING nahm nunmehr an, daß in jedem solchem blasigem Hohlraume eine Zelle liegt; er wurde auch noch durch folgenden Versuch in seiner Ansicht bestärkt: »Wenn man das Deckglas anhaltend drückt und beklopft, während man zugleich den Rand des Präparates betrachtet, so sieht man die hier befindlichen Kugeln in einer Weise ihre Form verändern und flottieren, welche über das Flüssigsein ihres Inhaltes keinen Zweifel zuläßt.« An solchen Stellen, wo diese Blasen dicht aneinander liegen, mußte es nun, wenn ihnen keine besondere Wand zukäme, möglich sein, den Inhalt einer Blase in die benachbarte hinüberzudrücken. Dies wollte ihm aber nie gelingen; FLEMMING nahm daher für diese Blasen eine eigne Wandung an und nannte sie »Schleimzellen«. Wie schon gesagt, konnte KOLLMANN in diesen Zellen keine Kerne entdecken, der Eindruck von Schleimzellen würde hervorgerufen: 1) durch die Wandung des umliegenden Gallertgewebes, 2) durch die in der Wand liegenden Bindesubstanzkörperchen, 3) durch den coagulierten Faserstoff der Hämolymphe, der sich bei der Behandlung mit Reagentien in den Lacunen niederschlagen solle und häufig, jedoch nicht immer, Blutkörperchen in das Coagulum einschlösse. In einer späteren Arbeit sucht FLEMMING nochmals durch erweiterte Untersuchungen zu beweisen, daß die LANGERschen Blasen wirkliche Zellen seien und gar nichts mit der Blutbahn zu tun hätten.

LEYDIG schlägt in dieser Frage einen Mittelweg ein; er bespricht ein großmaschiges Gallertgewebe von *Anodonta*, das im frischen Zustande aus Blasen zu bestehen scheint. In diesen Blasen findet LEYDIG zwar Kerne und stimmt hier vollkommen mit FLEMMING überein, spricht jedoch diesen Blasen die Bedeutung von Zellen ab.

Auch BLUNDSTONE beschreibt im Bindegewebe der Mollusken Zellen "of enormous size" die den LANGERschen Blasen homolog sind, von RAY LANCASTER "vesicular Cells" genannt werden und Glykogen enthalten.

Im Jahre 1885 untersuchte dann SCHÜLER das Bindegewebe von *Anodonta* speziell auf die LANGERschen Blasen hin; sowohl in Kochsalzlösung als auch in 33%iger Kalilauge gelang es ihm einzelne Blasen zu isolieren und dadurch den wirklichen Charakter von Zellen nachzuweisen. Durch Injektionen ist es ihm nie gelungen, die Blasen mit Farbstoff zu füllen; er stimmt am Schluß seiner Arbeit vollkommen mit den Ansichten FLEMMINGS über die Natur dieser Zellen überein. Diese Untersuchungen wurden noch bestätigt durch DROST, dem es ebenfalls gelang, bei *Cardium edule* die LANGERschen Blasen zu isolieren. Auch dieser Autor schließt sich vollkommen an FLEMMING an.

Bei der Untersuchung des Mantels gelang es APATHY aus einem Stück, das 24—48 Stunden in 30%iger Salpetersäure maceriert wurde, die Schleimzellen als intakte, mit selbständigen Wandungen versehene Bläschen zu isolieren, die glattrandig waren oder aber durch den Druck des Deckgläschens runzlich zusammenfielen, im übrigen aber zeigten sie denselben Charakter wie auf Schnitten.

Auch MÉNÉGAUX ist derselben Ansicht wie FLEMMING: «Mes recherches m'amènent donc a confirmer les idées de FLEMMING, et à considérer les vésicules de LANGER, non pas comme les coupes des lacunes, mais comme des cellules conjonctives à noyau marginal et facilement visible», läßt es jedoch dahingestellt, ob hier eine eigne Wandung vorhanden ist, die dann allerdings so innig mit dem umgebenden Bindegewebe verbunden wäre, daß man sie nicht davon unterscheiden könne.

Eine eingehende Beschreibung der LANGERschen Blasen finden wir noch in der Arbeit von PEKELHARING über das Bindegewebe der Auster, auf die wir speziell bei Behandlung des Inhaltes der Blasen noch näher eingehen wollen.

b) Verbreitung.

Über die eigentliche Verbreitung der LANGERschen Blasen im Körper von *Anodonta* finden sich keine genauen Angaben. FLEMMING beschreibt zwar das Vorhandensein dieser Blasen überall wo Schwellnetze existieren sollten, wird jedoch schon von KOLLMANN widerlegt, der das Fehlen solcher Schleimzellen in der Niere, Fußspitze und freiem Mantelrande mit Sicherheit nachgewiesen hat. In seinen späteren Arbeiten hat FLEMMING diese Tatsachen vollkommen anerkannt, er spricht aber doch noch von Schwellnetzen, womit er die Blutbahnen zwischen den LANGERschen Blasen meint. Es würde jedoch besser sein, den Ausdruck Schwellnetze speziell auf den freien Mantelrand und auf die Fußkante anzuwenden, da doch hier der Ort der eigentlichen Schwellung liegt, während durch die Füllung der Lacunen zwischen den LANGERschen Blasen noch keine Schwellung oder doch nur eine sehr geringe erzielt werden kann. Ein Blick auf Fig. 14 zeigt wohl zur Genüge, was für eine starke Ausdehnung im Körper von *Anodonta* diese LANGERschen

Blasen (*lbl*) erlangt haben. Wir haben hier einen Schnitt durch die Mitte des Fußes eines noch jungen männlichen Tieres. Der Darm ist sechsmal getroffen, und zwar haben wir oben zuerst den Dünndarm (d_1), dann den Kristallstieldarm ($kstd_2$) und darauf den Enddarm (*ed*), der hier schon eine ziemlich starke Typhlosolis (*t*) ausgebildet hat. Darauf folgt wieder ein Querschnitt des Dünndarmes (d_2), dann ein zweiter durch den Kristallstieldarm ($kstd_1$), der in seinem Innern einen ziemlich umfangreichen Kristallstiel (*kst*) beherbergt, und zum Schluß nochmals ein Schnitt durch den Dünndarm (d_3), der also im Ganzen dreimal getroffen ist. Alle diese Darmabschnitte sind nun in dieses maschige Gewebe eingebettet, das bis dicht an die Epithelien herangeht und von diesen nur durch einige wahre Lacunen getrennt ist. Ebenso sehen wir diese Verhältnisse in Fig. 2, 10, 11, 12; überall drängen sich die LANGERschen Blasen (*lbl*) bis dicht an das



Fig. 14. (Erklärung nebenstehend.)

Querschnitt durch den Fuß. d_1, d_2, d_3, Dünndarm; *dr*, Drüsen; *ed*, Enddarm; *h*, Geschlechtsorgane, Hoden; *kst*, Kristallstiel; $kstd_1$, $kstd_2$, Kristallstieldarm; *lbl*, LANGERsche Blasen; *m*, Grenzmuskelzug; *pr*, Protractor und äußerer Ast des Retractor anterior; *ra*, innerer Ast des Retractor anterior; *rep*, Retractor posterior; *t*, Typhlosolis. Vergr. etwa 10.

Epithel oder an die Typhlosolis heran. Zwischen diesen Zellen liegen auch alle übrigen Organe des Eingeweidesackes eingebettet. In Fig. 14 sehen wir die allerdings noch schwach ausgebildeten männlichen Geschlechtsdrüsen (*h*) umgeben von diesen Zellen, die überall die Geschlechtsorgane dicht umschließen, und ebenso dicht die Muskelfasern umgeben. Auch die einzelnen Leberschläuche (*l*, Fig. 15) sind mit ihren letzten Enden zwischen die Langerschen Blasen (*lbl*) eingebettet, die sich allerdings später gegen das Innere der Leber mehr und mehr verlieren, um einem wahren lacunären Gewebe Platz zu machen. Vom Eingeweidesack aus dringen die Blasen am Darm ent-

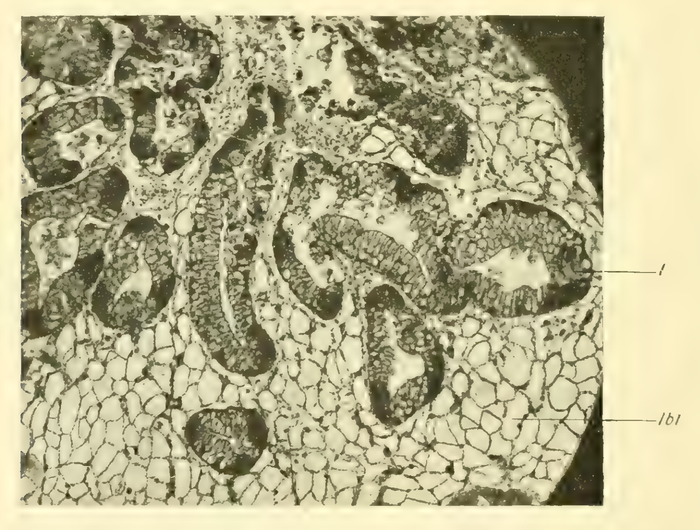


Fig. 15.
Schnitt durch Leber. *l*, Leberschläuche; *lbl*. Langersche Blasen. Vergr. 46.

lang gegen den Magen vor, und finden sich direkt über dem fibrillären Bindegewebe zwischen diesem und der Leber zuweilen in starker Ausbildung vor. Ein gleiches Vordringen läßt sich auch am Enddarm bemerken. Auch an diesem Darmabschnitte werden sie stets angetroffen und finden sich selbst dann noch, wenn der Darm schon in das Pericard eingetreten ist und bereits die Herzmuskulatur zu erkennen ist, die dann, immer stärker werdend, die Zellen allmählich verdrängt. In Fig. 4 lassen sich die Langerschen Blasen (*lbl*) noch an der rechten Seite außerhalb der angelegten Herzmuskulatur deutlich erkennen. In Fig. 6 sehen wir dann hinter dem Herzen die Langerschen Blasen wieder auftauchen, die in ziemlicher Anzahl den Enddarm dicht umschließen

und die auch in die Typhlosolis eindringen und diese wenigsten am oberen Ende ganz ausfüllen (*lbl*).

Ein weiteres wichtiges Gebiet für das Auftreten der LANGERschen Blasen ist der Mantel. Mit Ausnahme des freien Mantelrandes füllen sie den ganzen Zwischenraum zwischen den beiden Epithelien dicht aus und erstrecken sich von den Anfängen der Pericardialdrüse in dichter Anhäufung quer über den ganzen Mantel bis zum schwellfähigen Teile des Mantelrandes. So sind die Blasen jedoch nur angeordnet, wenn das Tier blutleer gemacht ist. Im wirklichen Leben sind die Lacunen zwischen diesen Blasen mit Blutflüssigkeit angefüllt; öffnet man einer lebenden Muschel die Schalen, so sieht man, daß die beiden Mäntel bedeutend gegen den Schalenmantelraum hervorgewölbt sind (vgl. SCHWANECKE Fig. 38); durch einen Einschnitt in diese Teile kann man leicht nachweisen, daß diese Hervortreibung durch Blutansammlung bedingt ist. Wir müssen also für die Blutbahn zwischen den LANGERschen Blasen des Mantels eine größere Ausdehnungsfähigkeit annehmen als für die des Eingeweidesackes. Dasselbe hat auch FLEMMING durch Injektionen nachgewiesen. Gerade in dem centralen, wenig muskulösen Mantelteile lagen die Blasen soweit auseinander, daß er an ein Kunstprodukt glaubte; er wußte jedoch noch nichts von den Mantelreservoiren, in die das Blut wenn der Fuß nicht geschwellt ist — und das ist doch meistens der Fall — aufgenommen wird. Auf diese Fragen kommen wir jedoch bei der Behandlung der Schwellung nochmals zurück; nur soviel sei hier schon gesagt, daß man es keineswegs mit abgeschlossenen Blutreservoiren zu tun hat, sondern daß allein die Lacunen zwischen den LANGERschen Blasen zur Aufnahme des Blutes dienen.

Auf Schnitten ist nun von den ausgedehnten Lacunen nichts mehr zu erblicken, abgesehen davon, daß an einzelnen Stellen Ansammlungen von Blutkörperchen liegen geblieben sind, die die Wandung aber auch nur an diesen Stellen erweitert haben; sonst liegen die LANGERschen Blasen dicht aneinander (Fig. 17) und das konservierte Gewebe unterscheidet sich in keiner Art und Weise von dem des Eingeweidesackes. Nach RAWITZ sollen im Mantel der Raduliden und bei *Pecten Jacobaeus* keine Schleimzellen vorkommen. Bei *Limnaea* kommt im Mantel ein Gewebe vor, das sich aus Faserbündeln, die sich überall durchflechten, zusammensetzt und in dessen Maschen große runde Zellen eingelagert sind. Wir dürfen wohl mit Sicherheit annehmen, daß diese runden Zellen den LANGERschen Blasen entsprechen, zumal es gelang, sie ebenfalls durch Maceration in 30% Alkohol zu isolieren und dadurch eine den Zellen zugehörige Wandung nachzuweisen; ebenso kommt bei

Helix im Mantel ein ähnliches Gewebe vor. Brock beschreibt ganz allgemein bei Gastropoden ein Gewebe, das aus großen Zellen besteht, die nie durch Ausläufer in Verbindung treten und in wechselnder Anzahl in einer fast homogen erscheinenden Intercellularsubstanz liegen; er bezeichnet sie als Plasmazellen, die nach seinen Angaben und auch nach Angaben andrer Autoren den Flemmingschen Schleimzellen identisch sind.

Über das Vorkommen von Langerschen Blasen in den Mundlappen finden sich in der Literatur mehrere Angaben, die für die Najaden ein solches Vorhandensein verneinen. Flemming nimmt wohl als einziger an, daß auch in den Mundlappen der Najaden seine Schleimzellen vorkommen, während dies von allen andern Autoren bestritten wird. In einer besonderen Arbeit über die Mundlappen der Lamellibranchiaten beschreibt Thiele für *Mytilus* das massenhafte Auftreten dieser Zellen und stimmt in diesem Punkte ganz mit Flemming überein. Bei *Mytilus* tritt die Intercellularsubstanz gegen die Schleimzellen bedeutend zurück; die letzteren lassen nur kleine Räume zwischen sich und verleihen dem ganzen Organ ein derbes Gefüge. Dasselbe Verhalten findet sich bei *Ostrea edulis* wieder; aber hier lassen die Langerschen Blasen schon weite Lacunen zwischen sich entstehen. Bei *Lithodomus dactylus* treten die Blasen noch mehr gegen das lacunäre Gewebe zurück, während sie bei den Najaden endlich ganz fehlen. Ebenso soll in den Mundlappen von *Dreissena polymorpha*, *Modiolaria marmorata*, *Capsa fragilis* ein ebenso lacunäres Gewebe vorkommen, wie bei den Najaden, während für *Modiola barbata* das Vorkommen von Langerschen Blasen behauptet wird. Das lacunäre Gewebe der Najaden soll für die Mundlappen charakteristisch sein, blasiges Gewebe, wie bei *Mytilus* und *Ostrea* soll nur ausnahmsweise vorkommen. List, der dieselben Verhältnisse beschreibt, stützt sich in dieser Beziehung wohl auf die Arbeit von Thiele. Nach meinen eigenen Untersuchungen bin ich ebenfalls zu dem Ergebnisse gelangt, daß in den Mundlappen von *Anodonta* die Langerschen Blasen vollkommen fehlen, wie das ja auch Siebert in seiner Arbeit behauptet.

Kurz zusammengefaßt läßt sich über die Ausdehnung der Langerschen Blasen sagen, daß wir sie überall im ganzen Körper vorfinden, mit Ausnahme der Organe, die stark mit Blut versorgt werden oder in denen sich eine starke Blutzirkulation vorfindet; außerdem fehlen sie in den schwellfähigen Teilen: Fußkante und freier Mantelrand.

c) Histologie.

α) Struktur des ganzen Gewebes.

Betrachtet man ein Stück frisches Gewebe aus dem centralen Mantelteile, so sieht man es zusammengesetzt aus einem feinmaschigen Gewebe, in dessen Falten eben die LANGERschen Blasen als rundliche, mattglänzende Körper eingeschlossen liegen; bei *Limnaea* erscheinen sie glasartig durchscheinend und etwas weniger stark lichtbrechend als Fettzellen. Setzt man ein solches Gewebsstück längere Zeit der Einwirkung von Wasser aus, so sind die glänzenden Kugeln verschwunden und man sieht nur noch das maschige Bindegewebe; an Stelle der Blasen sind jetzt nur noch Hohlräume vorhanden. Ein Kern ist am frischen Gewebe von *Anodonta* schwer, bei *Mytilus* leichter zu konstatieren. An Schnitten durch konserviertes Material fehlen die runden Blasen; an ihrer Stelle erscheinen Lücken im Gewebe, die durch dickere oder dünnere, kernhaltige bindegewebige Scheidewände voneinander getrennt sind In diesen Lücken läßt sich nun an Schnitten leicht ein Kern nachweisen, der immer wandständig liegt und von einer dünnen Protoplasmazone umgeben ist.

Die Schleimzellen verleihen nach FLEMMING den Schnitten ein Äußeres, wie es pflanzliches Gewebe darbietet. An Gefrierschnitten erscheinen die LANGERschen Blasen als große runde oder ovale Zellen mit »brillant contents«, die bei längerer Behandlung mit Wasser ihren Inhalt entleeren, abgesehen vom Kern und einer schmalen Protoplasmaschicht. LEYDIG vergleicht dieses Gewebe aus dem Mantel mit dem Fettgewebe und der Chorda dorsalis der Fische, und in der Tat sieht seine Abbildung 36, Taf. X ähnlich aus wie Fig. 45, wo er ein Stück Mantel abbildet. Auch APATHY vergleicht das konservierte Gewebe mit dem Fettgewebe der höheren Tiere. Zwischen diesen Schleimzellen und den Schleim absondernden Drüsenzellen soll nach ihm ein allmählicher Übergang existieren. Wohl aus dem Grunde nur, weil FLEMMING die LANGERschen Blasen Schleimzellen genannt hat, »ohne irgend ein Präjudiz« damit zu fällen, hält APATHY die Drüsenzellen für Abkömmlinge dieser LANGERschen Blasen und schreibt dem Bindegewebe allein die Absonderung des Schleimes und zum Teil auch diejenige der Schale zu.

In letzter Zeit hat SCHAFFER dieses Gewebe nochmals untersucht und gelangt zu dem Resultat, daß es vollkommen den chordoiden Stützgeweben gleicht, für das er folgendes Postulat aufgestellt hat. »Isolierbare Blasen, welche in vivo mit einer Flüssigkeit prall gefüllt sind.

Diese Flüssigkeit wird durch Osmium zur Gerinnung gebracht. Eine Membran mit dünnstem Protoplamaüberzug, der an einer Stelle den Kern umschließt, umhüllt diese Flüssigkeit. Wo diese Zellen dicht aneinander grenzen, gewinnt das Gewebe ein sehr chordaähnliches Aussehen«. Ein ähnliches zellig-blasiges Gewebe soll sich auch noch bei Decapoden, z. B. beim Flußkrebs finden, doch ist es ihm nicht gelungen, dessen Aufbau aus einzelnen isolierbaren Blasen nachzuweisen.

Nach Cuénot sollen im Körper der Decapoden, der Sipunculiden und wahrscheinlich auch bei den Tunicaten den Langerschen Blasen ähnliche Zellen vorkommen, denen auch die Funktion der Nahrungsspeicherung zugeschrieben wird. Jedenfalls können wir feststellen, daß für das Bindegewebe der Mollusken das Auftreten von Langerschen Blasen charakterisisch ist, die sich bei den verschiedenen Familien wohl durch die Häufigkeit ihres Vorkommens und auch durch ihre Größe unterscheiden lassen, jedoch in bezug auf die Histologie einen allgemeinen Bauplan aufweisen.

β) Struktur der einzelnen Zellen.

In der ganzen Klasse der Mollusken wird die Lage des Kernes (*k*) als wandständig beschrieben, der durch eine deutliche Kernmembran abgegrenzt ist und häufig noch einen feinen Protoplasmaüberzug erkennen läßt, der sich um die ganze Blase herum auszubilden scheint, jedoch zuweilen so fein werden kann, daß es schwer fällt, denselben überall nachzuweisen (Fig. 16). Vom Kern aus ziehen zarte Fäden durch die Blase hindurch (*p*), so daß der Kern wie bei pflanzlichen Zellen, an protoplasmatischen Fäden aufgehängt erscheint. Bei *Mytilus* liegen die Kerne dicht der Wand an, sie sind kugelrund, zeigen eine deutliche Kernmembran und ragen mit dem andern Ende frei in den Blasenraum hinein. Im Kern selbst sind 1—2, seltener mehr Nucleolen zu erkennen; das Chromatin ist nur in wenigen Komplexen zusammengelagert, zuweilen sind noch Spuren intranucleärer Netze zu erkennen. An den Kernen läßt sich vielfach eine dünne fein granulierte Protoplasmazone nachweisen, in der öfters glänzende Körperchen anzutreffen sind, die sich mit Osmium schwarz färben und demnach Fettröpfchen (*ft*) sind. Die Größe der Blase schwankt im Mantel von *Mytilus* zwischen 40 und 100 μ, die Mehrzahl zeigt eine etwas längliche Form, die Kerne haben einen Durchmesser von 6—9 μ, meist jedoch zeigen sie eine normale Größe von 7—8 μ. Bei *Anodonta piscinalis* zeigen die Kerne ebenfalls eine runde Form, liegen wandständig und sind von einer deutlichen Kernmembran umgeben. Ihre Größe ist etwas verschieden von der bei

Mytilus, indem hier die Kerne nach Angaben von FLEMMING 8—12 μ groß sind.

Eine einzelne LANGERsche Blase aus dem Mantel von *Anodonta* zeigt Fig. 16. Der Kern (*k*) liegt auch hier der rechten Seite der Blasenwand dicht an und ist von einer deutlichen Kernmembran umgeben, die nach außen noch eine feine Zone feinkörnigen Plasmas erkennen läßt. Im Kern ist ein großer Nucleolus zu erkennen und ein deutliches Chromatinnetz. Der Gehalt an Chromatin in diesen Kernen ist sehr wechselnd; an einzelnen Kernen lassen sich neben einem allerdings ziemlich großen Nucleolus nur wenige Chromatinklümpchen erkennen; andre zeigen ein deutliches Chromatinnetz (Fig. 16). Häufig sind auch zwei Nucleolen in diesen Kernen zu sehen, daneben ein wohl ausgebildetes Chromatinnetz oder aber das Chromatin hat sich in viele kleine Komplexe zusammengezogen, sodaß der ganze Kern gekörnelt erscheint. Mehr als zwei Nucleolen habe ich nie entdecken können, selten finden sich Kerne, in denen gar keiner gebildet ist und wo das Chromatin in mehreren größeren Klumpen angeordnet ist. Allgemein läßt sich sagen, daß die Kerne der LANGERschen Blasen gegenüber den Kernen des übrigen Bindegewebes relativ chromatinarm sind. Vom Kern aus, der in vielen Fällen durch eine feine Protoplasmabrücke mit der Wandung der Blase verbunden ist, spannen sich feine Protoplasmafäden (*p*) nach allen Richtungen der Blase aus, die wieder untereinander verschmelzen können und so ein Netzwerk in der Zelle bilden. Die Fäden in Fig. 16 liegen nicht alle in einer Ebene, sondern sind aus einem dickeren Schnitt in eine Ebene gezeichnet. Man kann hier auch nicht mit Sicherheit unterscheiden, ob der Kern nicht doch noch durch eine Protoplasmabrücke befestigt ist, da der Schnitt oberhalb oder unterhalb des Kernes geführt, leicht diese Verbindung abgetrennt haben kann. Zur Orien-

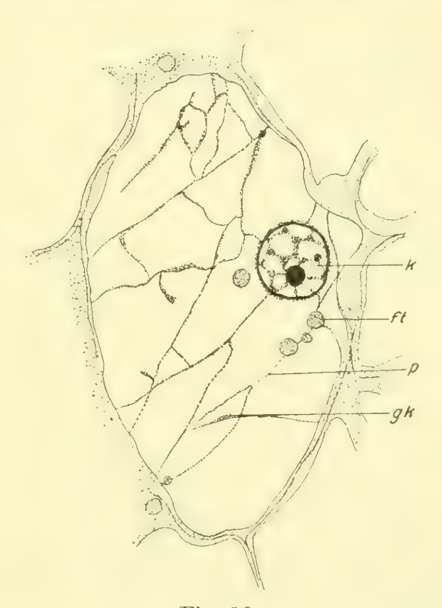


Fig. 16.

LANGERsche Blase. *ft*, Fetttröpfchen; *gk*, Glykogenkörnchen; *k*, Kern; *p*, Plasmafäden. Vergr. 932.

tierung sind die angrenzenden Langerschen Blasen mitgezeichnet; von einer eigentlichen Wandung der Zelle kann man hier nichts erblicken, da die Grenze des Bindegewebes ebenso gut eine solche vortäuschen kann, wenn auch keine eigentliche Wandung vorhanden wäre.

Auf den Protoplasmafäden lassen sich feine Körnchen (*gk*) erkennen, die durch Osmiumsäure geschwärzt werden und die als Glykogenkörnchen aufzufassen sind. Außerdem liegen in den Zellen noch Fetttröpfchen (*ft*) in verschiedener Anzahl und Größe meist in der Nähe der Kerne. Die Fetttröpfchen können in einer Zelle in großer Anzahl vorkommen, sodaß diese schon einen großen Teil der Zelle ausfüllen können. Bei *Paludina* sollen im Mantelgewebe in den Langerschen Blasen außerdem noch einzelne Pigmentkörnchen vorkommen. Bei *Anodonta* konnte ich von einem solchen Vorkommen nichts entdecken. Auch in den Langerschen Blasen der Auster, die hier einen Durchmesser von 30 bis 50 μ haben, soll nach den Angaben von Pekelharing Fett in verschiedenen großen Tröpfchen vorhanden sein, die hier hauptsächlich am Rande der Zelle gelegen sind; im Gegensatz hierzu hat Semper in diesen Zellen bei Pulmonaten kein Pigment und auch kein Fett nachweisen können.

Leydig beschreibt dieses Gewebe von *Paludina*, *Arion* und *Helix*; Es besteht aus großen blasigen Zellen, die einen kleinen wandständigen Kern besitzen, eine eigene Wandung der Zellen hat er nicht nachweisen können. Wie schon oben gesagt, ist es ganz unmöglich, an einem Schnitte durch das Gewebe eine den Blasen zugehörige eigene Wandung zu konstatieren. Schüler will durch Chlorgoldbehandlung sehr hübsche Bilder bekommen haben, wodurch der Inhalt der Blase rotviolett gefärbt wurde und außerdem eine deutliche Zellmembran zu erkennen war. Schaffer erhielt den Zellinhalt durch Behandlung mit Cochenillealaun nach Osmiumkonservierung leicht gefärbt; Hämalaun-Eosin soll die Membran besonders scharf färben. Durch einen mir allerdings selbst unerklärlichen Vorgang ist es mir gelungen, die Wandung der Langerschen Blasen deutlich zu färben: und zwar durch Resorcin-Fuchsin-Färbung. Während die elastischen Fasern dunkel gefärbt sind und sich, wie an allen andern derartigen Präparaten deutlich von dem bloßen Bindegewebe abheben, sind an zwei meiner Präparate die Wandungen der Blasen rotviolett gefärbt und mit Leichtigkeit zu erkennen. Zwischen diesen Wandungen ist das Bindegewebe wie gewöhnlich nur schwach gefärbt, so daß eine Verwechselung mit diesem vollkommen ausgeschlossen ist. An den Stellen, an denen die Wandungen nicht

senkrecht getroffen sind, also in eine mehr oder weniger breite Fläche auseinandergezogen scheinen, da hat auch diese ganze Fläche jenen rotvioletten Farbton angenommen. Alle diese Zellen, selbst wenn sie noch so dicht aneinander liegen, sind von einer feinen rotvioletten Linie umzogen.

d) Glykogen und seine Bedeutung.

Was nun den eigentlichen Inhalt dieser Langerschen Blasen anbetrifft, so war man über dessen Natur lange im Zweifel. Flemming erkannte zwar, daß der Inhalt flüssig war und sich bei längerer Einwirkung von Wasser entleerte, wagte jedoch nicht, irgend eine Entscheidung zu treffen und nannte diese Zellen der Bequemlichkeit halber »Schleimzellen«. Schüler bezeichnet den Inhalt als wasserklar; dies ist jedoch wenig zutreffend, vielmehr erscheinen die Zellen im frischen Präparat weißlich glänzend, opalisierend. Den ersten Nachweis über den Inhalt der Langerschen Blasen verdanken wir Blundstone. Spaltet man einen Mantel der Länge nach und behandelt ihn weiter mit Jodlösung, so erscheint das ganze Gewebe punktiert mit dunkelbraunen Punkten, die sich bei der mikroskopischen Untersuchung als Langersche Blasen herausstellen und dessen Inhalt die dunkelbraune Farbe angenommen hat. Bringt man in frischem Gewebe eine Blase zum Platzen, so ergießt sich aus ihr ein trübes Wölkchen, das allmählich im umgebenden Wasser verschwindet. Blundstone extrahierte nun den Inhalt dieser Blasen, indem er mehrere Mäntel mit heißem Wasser behandelte und diese Lösung mit Alkohol versetzte; er bekam einen weißen Niederschlag, den er in Wasser wieder löste, er erhielt so eine »bluish opalescent fluid«. Mit dieser Lösung machte er nun mehrere Reaktionen und wies damit einwandfrei nach, daß der Inhalt aus Glykogen besteht. Als Reaktion führt Blundstone an:

1. Mit Jodlösung nimmt die Lösung eine Mahagonifarbe an, die beim Erwärmen verschwindet und beim Erkalten wieder auftritt.

2. Beim Erwärmen mit Fehlingscher Lösung tritt keine Reaktion ein.

3. Erwärmt man die Lösung ungefähr 10 Minuten lang mit »Saliva« auf 30—35°, so tritt die Fehlingsche Reaktion ein. Es ist das ein Zeichen, daß das Glykogen in Zucker abgebaut wird, und daß es eben dieser Zucker ist, der die Fehlingsche Reaktion bedingt.

4. Mit 60% Alkohol entsteht ein Niederschlag.

Vielfach findet sich in der Literatur die Angabe, so auch in der vor kurzem erschienenen Arbeit von Schwanecke, daß nach Formol-

konservierung dieses trübe würde und öfters gewechselt werden müsse »wegen der schleimreichen Objekte«. Die chemische Untersuchung einer solchen getrübten Flüssigkeit zeigte mit Sicherheit, daß die Trübung nur durch das Glykogen hervorgerufen wird, das in Formol löslich ist und allmählich aus den LANGERschen Blasen heraus diffundiert; die schleimabsondernden Drüsenzellen werden zwar auch eine Trübung hervorrufen, die jedoch bedeutend hinter der des Glykogens zurücktritt.

Das Vorkommen von Glykogen zeigt innerhalb der Klasse der Mollusken eine weite Verbreitung. BARFURTH hat durch eigene Untersuchungen das Vorkommen von Glykogen in fast allen Organen der Mollusken, speziell der Gastropoden, nachgewiesen. Über die Beziehung des Glykogens zur Muskulatur macht sich auch hier das Gesetz geltend, daß der Glykogengehalt im umgekehrten Verhältnis zur Tätigkeit des Muskels steht; außerdem finden die Beobachtungen EHRLICHS eine glänzende Bestätigung, »die kontraktilen Muskelfasern selber enthalten nur wenig Glykogen, die zwischen ihnen liegenden Bindegewebszellen aber stapeln dasselbe in ungeheuren Mengen auf«. In der Tat findet sich das Glykogen in reichlichen Mengen in den LANGERschen Blasen, die, wenn das Tier gut ernährt ist, fest mit Glykogenschollen angefüllt sind (Fig. 10, *lbl*). Hier sind die meisten LANGERschen Blasen mit diesen Reservestoffen prall gefüllt, die bei MALLORY-Färbung eine schöne blaue Farbe annehmen. Es scheint mir, daß sich das Glykogen nach ZENKER-Konservierung schwer aus der LANGERschen Blase durch Wasser wieder herausziehen läßt, auf vielen Präparaten ist der Inhalt der LANGERschen Blase erhalten und das Glykogen füllt mehr oder weniger die ganze Zelle aus (Fig. 6, 10). Auf nicht gefärbten Schnitten erscheint es nach ZENKER-Konservierung als feine, hellglänzende stark lichtbrechende Körnchen; nach Osmiumbehandlung erscheint der Inhalt der Zelle rauchgrau gefärbt, löst sich aber viel leichter wieder in Wasser auf, so daß bei nachträglicher Färbung wenig oder gar kein Inhalt mehr zu erkennen ist. Daß der Inhalt wirklich als Reservestoff aufgefaßt werden muß, haben schon CLAUDE BERNARD und BIZIO nachgewiesen. Von dem Gewebe bei *Mytilus* sagt CREYGHTON »a tissu specially devoted to glycogen, just as the adipose tissu of vertebrates in specially devoted to fat«.

Über die Funktion des Glykogens läßt sich einmal mit Sicherheit nachweisen, daß wir es hier mit einer Aufspeicherung ungeheurer Mengen von Nahrungsstoffen zu tun haben. KOLLMANN, der die Zellnatur der LANGERschen Blasen nicht anerkannte, führt zur Stütze seiner An-

nahme auch an, daß die Lacunen »keinen solchen Schleimzelleninhalt aufweisen, wenn das Tier längere Zeit gehungert hat und blutarm ist«. Merkwürdiger Weise ist diese Tatsache von den Gegnern KOLLMANNS gar nicht berücksichtigt, da sie doch mit unzweifelhafter Sicherheit beweist, daß wir in den LANGERschen Blasen Zellen vor uns haben, die bei gut genährten Tieren mit Reservestoffen angefüllt sind, dagegen leer erscheinen, wenn das Tier längere Zeit gehungert hat und die aufgespeicherte Nahrung aufgebraucht ist.

Auf eine weitere Bedeutung des Glykogens hat bereits CREYGHTON hingewiesen, der das Glykogen für die Ausbildung der Geschlechtsprodukte in Anspruch nimmt. PEKELHARING hat in dieser Beziehung Versuche angestellt, auf Grund deren er ebenfalls zu der Überzeugung gekommen ist, daß Glykogen bei der Ausbildung der Eier und Spermatozoen Verwendung findet. In den Monaten November bis März waren die »Glykogenzellen«, wie PEKELHARING sie bezeichnet haben will prall angefüllt, während im Mai und Juni diese leer erschienen, in geringerer Anzahl vorhanden waren und auch einen geringeren Umfang besaßen.

e) Herkunft der Langerschen Blasen.

Über die Entstehung dieser LANGERschen Blasen kann ich nichts sicheres aussagen; und auch in den früheren Arbeiten finden sich darüber wenige und zum Teil auch falsche Angaben. KOLLMANN beschreibt im Bindegewebe der Najaden neben den Spindel- und Sternzellen noch rundliche Zellen, die keinerlei Zusammenhang untereinander erkennen lassen und die besonders häufig in der Pericardialdrüse und in den Kiemen vorkommen sollen. Nach allen Beschreibungen, die KOLLMANN von diesen »Rundzellen« gibt, nach seinen Zeichnungen kann nach meiner Ansicht nur eine Verwechselung mit Blutkörperchen vorliegen, zumal KOLLMANN behauptet, daß in ihnen häufig größere gefärbte Konkretionen auftreten, die namentlich bei der Untersuchung der Kiemen angetroffen werden. Nun findet sich aber speziell hier eine solche Anzahl von Blutkörperchen, die als Wanderzellen fungieren und fast alle mit Concrementen dicht angefüllt sind, so daß aus diesem Grunde schon eine Verwechslung mit Blutkörperchen möglich erscheint. Daß sie aber wirkliche Bestandteile des Bindegewebes sein sollen, kann ich nicht verstehen, zumal gerade an den Stellen, Kiemen und Pericardialdrüse, an denen sie am häufigsten vorkommen sollen, das Bindegewebe nur sehr spärlich ausgebildet ist. In der Annahme, daß KOLLMANN Blutkörperchen als seine Rundzellen beschrieben hat, stimme ich

vollkommen mit Herrn W. FERNAU überein, der bei genauerer Untersuchung des BOJANUSschen Organes zu gleichen Ergebnissen gelangt ist.

Damit will ich nun aber nicht gesagt haben, daß sämtliche, auch von andern Autoren als Rundzellen beschriebene Zellformen als Blutkörperchen aufzufassen wären; im Gegenteil finden sich bei jungen Tieren sehr häufig runde Zellen, die vollkommen mit den von KOLLMANN beschriebenen Rundzellen übereinstimmen, nur daß in ihnen nie größere Konkretionen auftreten. Aber so viel ich konstatieren konnte, sind diese Zellen nicht schon als Bindegewebszellen zu bezeichnen, sondern wir haben hier noch indifferente, embryonale Zellen vor uns, die sich in Myoblasten, embryonale Bindegewebszellen und auch in Blutkörperchen umbilden können. Für den embryonalen Zustand spricht vor allem der große chromatinreiche Kern, der in gar keinem Verhältnis zum zugehörenden Plasma steht; ferner der Umstand, daß die Zellen häufiger in jungen Tieren angetroffen werden. Hier finden sie sich einmal in den Blutlacunen, dann aber auch in den Geweben, wo sie allmählich durch Formveränderung die verschiedenen Zellarten aus sich hervorgehen lassen. Auch haben diese Zellen gar nicht immer eine fest umschriebene kugelrunde Gestalt, sondern sie sind sehr wohl amöboider Bewegung fähig, wodurch auch eine Verwechselung mit Blutkörperchen möglich erscheint.

In dieser Beziehung können wir die Angaben von THIELE gelten lassen, der einmal den KOLLMANNschen Rundzellen amöboide Bewegung zuschreibt und der ferner durch große Vacuolenbildung die LANGERschen Blasen aus diesen Zellen entstehen läßt, die durch kontinuierliche Übergänge mit den Rundzellen verbunden sind. Auch THIELE ist wohl geneigt, anzunehmen, daß sich die Rundzellen noch auf embryonalem Stadium befinden; er bezeichnet sie demgemäß auch als Plasmazellen oder primäre Bindegewebszellen. Allerdings ist der Name »Plasmazelle« hier nicht zu empfehlen, da leicht eine Verwechselung mit den BROCKschen Plasmazellen vorkommen kann, wie BROCK die vollkommen ausgebildeten LANGERschen Blasen bezeichnet hat. Ebenso ist »primäre Bindegewebszelle« zu verwerfen, da, wie oben gesagt, sich auch Blutkörperchen und Muskelfasern aus ihnen herausbilden können. Ich würde vielmehr vorschlagen, die Zellen als »embryonale, noch keineswegs weiter differenzierte Zellen« zu bezeichnen. Eine gleiche Entstehungsweise der LANGERschen Blasen scheint auch PEKELHARING anzunehmen; er beschreibt an jungen Tieren am Darm kleine Zellen, aus denen sich die LANGERschen Blasen zu entwickeln scheinen.

2) Das echte lacunäre Gewebe.

a) Verbreitung und Histologie.

α) Eingeweidesack und Mantel.

Die Frage nach der Wasseraufnahme ist innig verknüpft mit der Frage nach einem Geschlossensein oder Offensein des Blutgefäßsystems; daher finden sich schon in den ältesten Arbeiten über die Wasseraufnahme auch Angaben über das Gefäßsystem. In früheren Zeiten galt allgemein die CUVIERsche Anschauung, daß das Blut in vollkommen geschlossenen Gefäßen zirkuliere, daß im Körper der Muscheln also nach Art der höheren Wirbeltiere Arterien, Capilaren und Venen vorkommen sollen, bis MILNE-EDWARDS nachwies,

1) que l'apareill vasculare n'est complet chez aucun mollusque,

2) que dans une portion plus ou moins considérable du cercle circulatoire les veines manquent toujours et sont ramplacées par les lacunes ou par les grandes cavités du corps,

3) que souvent les veines manquent complètement et qu'alors le sang, distribué dans toutes les parties de l'économie, ou moyen des artères, ne revient vers la surface respiratoire que par les interstices.

Diese Angaben riefen einen lebhaften Streit zwischen den verschiedenen Forschern hervor; es gab eine große Anzahl, die die Lehre von MILNE EDWARDS auf die verschiedensten Klassen der Mollusken auszudehnen bestrebt waren, daneben fehlte es aber nicht an Stimmen, die für ein vollkommen geschlossenes Gefäßsystem eintraten, so vor allem KEBER, der bei seinen Untersuchungen die Auflösung der Arterien in ein schwammiges Gewebe bemerkt hatte und auch nachwies, daß aus demselben Gewebe die Venen ihren Anfang nahmen; aber er nahm für die Übergangsbahnen eine, wenn auch äußerst zarte, und mit dem umgebenden Bindegewebe innig verwachsene Gefäßwand an. Er spricht somit der Teichmuschel ein lacunäres Gewebe vollkommen ab, und hält die frühere CUVIERsche Anschauung für die richtige, wenn er auch selbst das Vorhandensein eines Endothels in diesen »feineren Gefäßen« nicht nachgewiesen hat.

Daß eine endotheliale Auskleidung der Capillaren vorhanden ist, hat später LANGER in seinen Arbeiten über das Blutgefäßsystem der Teichmuschel gezeigt und hat auch einen kontinuierlichen Zusammenhang der Arterien mit den Venen nachgewiesen; nur im Mantel ist es ihm nicht gelungen, Gefäßendothelien einwandfrei festzustellen.

VON HESSLING, der ebenfalls für die Existenz von Capillaren eintritt, unterscheidet zwei verschiedene Formen derselben: »Die erste und Hauptform, welche zugleich im Muschelleibe am zahlreichsten vertreten ist, bilden wahrhaftige Schwellnetze, so besonders im fleischigen Fuße, in dem Mantel und der Scheidewand der Kiemen.« Die Arterien münden in diesen Teilen in gröbere Netze, die einen größeren Durchmesser besitzen als die ersteren; aus diesen Netzen nehmen die eigentlichen capillaren Schwellnetze ihren Ursprung »und sind deshalb schon als Venenanfänge zu bezeichnen«. Man sollte hiernach wirklich in Zweifel kommen, ob VON HESSLING für ein Geschlossensein des Gefäßsystems wenigstens in diesen Teilen eintritt, denn er geht auf die Frage eines Endothelbelages überhaupt nicht ein; allein aus der Tatsache, daß durch diese Netze die Verbindung der Arterien mit den Venen hergestellt wird, folgert er das Geschlossensein des

Gefäßsystemes. Die zweite Form der Capillaren, die weit seltener auftritt, findet sich am Darmkanal, an den Geschlechtsdrüsen und in den Tentakeln; die Arterien lösen sich durch dendritische Verzweigungen allmählich in feinere Capillaren auf, aus denen gröbere venöse Netze ihren Ursprung nehmen, die überdies mit den oben beschriebenen Schwellnetzen in Verbindung stehen. Die Capillarwand beschreibt von Hessling als eine einfache strukturlose, fast unmeßbare, von den Organgeweben abgegrenzte Schicht, die wenig eingestreute Kerne in sich erkennen läßt.

In seinen Grundzügen der vergleichenden Anatomie kommt Gegenbauer ebenfalls auf das Geschlossensein des Gefäßsystems zu sprechen, kann sich jedoch den Ansichten Langers und von Hesslings nicht anschließen; zwar könne an einzelnen Abschnitten des Körpers die lacunäre Blutbahn durch ihre zierliche netzförmige Anordnung das Vorhandensein von wahren Capillaren vortäuschen, jedoch sei die Begrenzung dieser Bluträume keine eigentliche Gefäßwand, sondern würde nur durch das von den Räumen durchsetzte Gewebe gebildet, ein wahres Endothel ginge diesen Räumen vollständig ab.

Zu demselben Resultate gelangt auch Flemming, der bei seinen histologischen Untersuchungen des Bindegewebes auch diese Frage berühren mußte; auch er spricht den Schwellnetzen ein Endothel ab »die Wand derselben wird in diesen mächtigen Bezirken nur von nackter Bindesubstanz dargestellt«. »Wir haben,« sagt er an einer andern Stelle, »hier also eine Bindesubstanz, reduziert auf einen dünnen, vielfach verästelten Schlauch, welcher die Wand der Blutbahn darstellt . . . ein Endothel ist nicht darstellbar.« Dagegen hält noch Flemming die Langersche Auffassung für richtig, daß in den Übergangsbahnen der Darmleiste, die von Langer und auch von v. Hessling abgebildet sind und sich durch ihre regelmäßige Anordnung auszeichnen, durch Silber bis in die letzten Verästelungen eine Endothelzeichnung hervorrufen läßt.

Kollmann hat durch Injektionen die Beobachtung gemacht, daß ein Capillarnetz als Fortsetzung der Arterien vorhanden ist und denen eine bestimmte Wandung zukommt. Aus diesen Capillaren tritt nun das Blut in Gewebslücken über, die den Anfängen der Lymphbahnen bei höheren Tieren gleichen sollen. In einer späteren ausführlicheren Arbeit geht Kollmann nochmals auf diese Frage ein, kommt aber zu denselben Resultaten. Als Lacune definiert er: »ein von Bindesubstanz umschlossener mikroskopischer, endothelfreier Raum, der mit andern von ähnlicher Beschaffenheit kommuniziert . . . Man kann deshalb auch von lacunären Netzen sprechen . . . sie entbehrt eines Endothels«.

Besonders für den Kreislauf des Mantels und des Eingeweidesackes hat Kollmann nachgewiesen, daß das Blut aus Capillaren in Gewebslücken übertritt, die keine regelmäßige Anordnung erkennen lassen und die vollkommen den von Langer beschriebenen Schwellnetzen entsprechen. Kollmann nimmt im Körper der Muscheln Capillaren an, die er wieder in zwei Abteilungen einteilt: solcher erster Größe von 42—53 μ Weite; nach starker Füllung können diese sich bis zu 120 μ ausdehnen, und solche zweiter Größe, die im gewöhnlichen Zustande 15—30 μ messen. Diese Capillaren vermitteln den Übergang des Blutes aus den Arterien in das lacunäre Gewebe. Aber leider hat Kollmann nicht zwischen eigentlichem Mantel und Mantelrand, zwischen Eingeweidesack und Fußkante einen Unterschied gemacht, so daß er im Eingeweidesack und Mantel die Langerschen Blasen mit Lacunen verwechselte, während ihm auf Schnitten

durch den freien Mantelrand und auch durch die Fußkante wirkliche Lacunen vorlagen.

Denselben Fehler begeht GRIESBACH, der sich in seinen weiteren Ausführungen über das Bindegewebe denen KOLLMANNS vollkommen anschließt. Auch dieser Forscher hat zuerst an die Zellennatur der LANGERschen Blasen geglaubt, ist jedoch später überzeugter Anhänger der von KOLLMANN aufgestellten Ansicht, daß diese Räume wirklichen Lacunen gleichkämen. GRIESBACH ist durch Injektionen noch in seiner Meinung bestärkt worden; wenn man aber den Ort der Injektion in Rechnung zieht, »Fußkante, Pori aquiferi« so kann es gar keinem Zweifel unterliegen, daß GRIESBACH die LANGERschen Blasen gar nicht gefüllt hat, wie er annimmt, da ihm an dieser Stelle wirkliche Lacunen vorgelegen haben, eine Verwechslung mit den LANGERschen Blasen demnach unzweideutig vorliegt. Dieser Vorwurf ist ihm auch schon von FLEMMING in einer späteren Arbeit gemacht worden; FLEMMING hat selbst erkannt, daß an der Fußkante die LANGERschen Blasen vollkommen fehlen und eine Verwechslung der Lacunen mit diesen Zellen von GRIESBACH stattgefunden hat.

Im Gegensatz zu KOLLMANN verneint GRIESBACH das Vorhandensein von Capillaren, wenigstens im größten Teile des Muschelkörpers, vielleicht mit Ausnahme der Kiemen, denn, wie er mit Recht behauptet, ist ein enges, mit Endothel ausgekleidetes Gefäß noch lange keine Capillare im physiologischen Sinne. In dieser Hinsicht hat GRIESBACH hier vollkommen Recht; wenn wir heutzutage den Capillaren ein Endothel zuschreiben, so sind die bei den Muscheln als Capillaren bezeichneten feinen Verzweigungen der Arterien physiologisch nicht als solche zu betrachten. Die mit einer feinen Endotheldecke versehenen Capillaren vermitteln den Sauerstoffaustausch des Blutes mit dem umgebenden Gewebe. Das aus diesen zurückfließende Blut ist also venös. Ganz anders bei den Muscheln; hier tritt das Blut aus den Pseudocapillaren erst noch in Gewebslücken über und erst hier findet der Sauerstoffaustausch statt; in den feinen Verzweigungen der Arterien finden wir also noch arterielles Blut, soweit man bei den Muscheln überhaupt von arteriellem Blut reden kann, da bekanntlich das Herz kein rein arterielles Blut in die Arterien pumpt; die von KOLLMANN als Capillaren bezeichneten Gefäße sind als zuführende Gefäße demnach als Arterienverzweigungen aufzufassen.

Aber auch in den Kiemen dürften die Capillaren vollkommen fehlen. Zwar will auch hier KOLLMANN durch Silberinjektionen einen Endothelbelag nachgewiesen haben; aber in den speziellen Arbeiten über dieses Organ von POSNER, BONNET, PECK, sind auch hier nur wirkliche Lacunen ohne Endothelbelag konstatiert worden; so daß wir wohl mit Recht für die Najaden den Schluß ziehen dürfen, daß ihnen Capillaren vollkommen fehlen, daß sich das Blut aus feinsten Verzweigungen der Arterien in Gewebslücken, in die Lacunen ergießt, daß hier der Sauerstoffaustausch stattfindet und daß von hier das Blut durch abführende Gefäße, Venen, wieder dem Herzen bzw. den Kiemen zugeführt wird.

Schon MÉNÉGAUX unterscheidet im Körper von *Anodonta* zweierlei Capillaren: die ersteren sind nur feine Verzweigungen von Arterien (artères capillaires), die letzteren wahre Lacunen; hiervon machen die Capillaren des Darmkanals eine Ausnahme, in denen nach den Arbeiten von KOLLMANN ein wirkliches Endothel nachgewiesen wurde. Er selbst hat aber kein solches darin nachgewiesen und beruft sich in dieser Beziehung auf KOLLMANN. Aber wenn man sich einen

Schnitt durch dieses Darmbindegewebe ansieht, so ist es schon an dem Aussehen der Lücken sehr unwahrscheinlich, daß in diesen Lacunen ein Endothel vorhanden sein soll.

Ich bin da in völliger Übereinstimmung mit SCHWANECKE, der gleich mir das Vorhandensein von Capillaren verneint, und auch dort, wo dieselben eine ziemliche Regelmäßigkeit zeigen, in der Typhlosolis des Darmes, geht diesen Räumen ein Endothel vollkommen ab; über die regelmäßige Lagerung dieser Lacunen möge man dort nachlesen, ebenso sind diese Verhältnisse an den beigegebenen Abbildungen deutlich zu erkennen.

Betrachten wir zuerst das lacunäre Gewebe, wie wir es im Eingeweidesack und im Mantel finden. Auf Schnitten sehen wir ein Netzwerk dickerer und dünnerer kernhaltiger Bindegewebsstränge, in deren Maschen die LANGERschen Blasen liegen (*lbl*, Fig. 17). Die LANGERschen Blasen, die hier nach erfolgter Konservierung zum Teil ihre ovale Form verloren haben, lassen zwischen sich einen mehr oder weniger breiten Abstand, der nun von dem lacunären Bindegewebe ausgefüllt wird. KOLLMANN bezeichnet das Bindegewebe als Gallertbalken, da er ja bekanntlich die Blutbahn in die LANGERschen Blasen hinein verlegt, ein Lumen diesen Strängen also nicht zuzuschreiben braucht. FLEMMING dagegen hat durch verschiedentliche Injektionen bewiesen, daß dieses bindegewebige Netz nichts weiter ist als Blutbahn. Wo zwischen den LANGERschen Blasen am nicht injizierten Gewebe die Balken des Netzes erschienen, da zeigte sich nach der Injektion ein gefüllter Raum, ein Zeichen, daß diese Balken hohl sind und den Weg für die Blutflüssigkeit bilden. Auf Schnitten durch solch

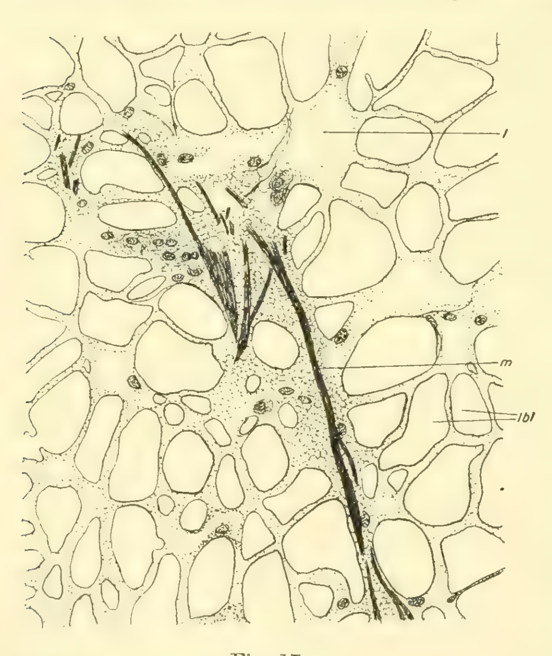


Fig. 17.
LANGERsche Blasen des Mantels. *l*, Lacunen; *lbl*, LANGERsche Blasen; *m*, Muskulatur. Vergr. 222.

ein Gewebe findet man auch leicht überall eingeschlossene Blutkörperchen dicht vom Bindegewebe umgeben; an einzelnen Stellen jedoch weichen die LANGERschen Blasen weiter auseinander und hier sieht man ganz deutlich, daß das Bindegewebe nur auf eine schmale Zone um die LANGERschen Blasen herum beschränkt bleibt, während in der Mitte ein Hohlraum entsteht (*l*, Fig. 17). Häufig finden sich in diesen Lacunen größere Ansammlungen von Blutkörperchen, die so dicht liegen können, daß sich eigentliche Zellgrenzen überhaupt nicht mehr angeben lassen. Das Bindegewebe zwischen den LANGERschen Blasen ist sehr fein und empfindlich; es ist ziemlich schwierig, aus diesen Teilen, besonders vom Mantel, brauchbare Bilder zu bekommen. Nicht nur, daß nach dem Tode sofort dieses Gewebe zersetzt wird, sondern schon ein bloßer Wasserwechsel, wie es das Halten in Zuchtaquarien unbedingt mit sich bringt, übt eine solch starke Wirkung aus, daß von Tieren, die einige Zeit in Gefangenschaft gehalten wurden, brauchbare Präparate nicht mehr zu bekommen waren. An solchen Schnitten war von einer Anordnung des Bindegewebes nichts mehr zu erkennen, die LANGERschen Blasen fehlten vollkommen; zwischen den beiden Epithelien blieb zwar die festere Muskulatur in der gewöhnlichen Anordnung erhalten, zwischen den Bündeln jedoch war das übrige Gewebe total zersetzt, es fand sich ein großer Hohlraum, in dem hier und da noch einzelne Reste des Bindegewebes zu finden waren, für histologische Untersuchungen gar nicht zu gebrauchen.

An Stellen, an denen Muskeln durch das Gewebe ziehen, treten die LANGERschen Blasen mehr zurück und lassen einem rein lacunären Gewebe Platz, wie es auch in Fig. 17 an dem Muskel (*m*) zu sehen ist. Ebenso grenzen die LANGERschen Blasen nie direkt an den Darm, wie wir es schon oben gesehen haben, sondern auch hier finden sich erst einige Lacunen zwischengelagert. Dasselbe Verhalten tritt auch unterhalb der Körperepithelien auf, auch hier fehlen die LANGERschen Blasen; man findet am konservierten Material die Muskulatur in einer festeren Bindesubstanz liegen, die zwischen sich keine Lacunen erkennen läßt, da die Wandungen derselben so dicht aneinanderliegen, daß von blutführenden Räumen nichts zu sehen ist. Die Wandungen der Lacunen werden gebildet von Grundsubstanz, die auf Schnitten fast völlig homogen aussieht und in Präparaten so durchsichtig erscheinen kann, daß es schwer fällt, Grenzen des Bindegewebes gegen die LANGERschen Blasen und die Lacunen hin anzugeben.

Auch APATHY beschreibt eine völlig homogene Intercellularsubstanz, in der die verschiedensten Formelemente auftreten können;

er vergleicht die Grundsubstanz mit der Intercellularsubstanz des hyalinen Knorpels, »obwohl die erstere weich, aber dennoch sehr zäh ist«. Er unterscheidet die eigentlichen Bindegewebszellen, die die Intercellularsubstanz produzieren von den schleimbildenden Zellen, die an der Bildung der Grundsubstanz keinen Anteil haben. Die letzteren sind einmal die Langerschen Blasen und dann die Schleim absondernden Drüsenzellen, die er aus den Langerschen Blasen hervorgehen läßt. In der Intercellularsubstanz finden sich nun eingestreute Kerne von Bindegewebszellen, ausserdem wieder embryonale in Umwandlung begriffene Zellen. Betrachten wir zuerst die letzteren. Flemming beschreibt in dem die Lacunen umgebenden Gewebe Zellen, die spindelförmige und verästelte Formen annehmen und die oft außerordentlich lange Ausläufer besitzen; jedoch die Abbildung, die Flemming von diesen Zellen gibt, dürfte doch wohl kaum der Wirklichkeit entsprechen. Ein so häufiges Vorkommen von Bindegewebszellen habe ich nie bemerken können; nur ganz selten finden sich embryonale Spindel- und Sternzellen zwischen den Langerschen Blasen, die nach den verschiedensten Richtungen bisweilen sehr lange Ausläufer aussenden, die die Langerschen Blasen umspinnen und vielfach miteinander verschmelzen. Zwei solcher noch in Umwandlung begriffener Bindegewebszellen zeigen Fig. 18 und 19 (*emb*). In Fig. 18 haben wir eine Zelle vor uns, die unter die Kategorie der Kollmannschen Spindelzellen zu rechnen wäre. Aus der helleren Grundsubstanz hebt sich der Zellenleib durch das dunklere Plasma recht deutlich hervor. Die Zelle dürfte noch auf einen ziemlich indifferentem Stadium stehen, was daran zu erkennen ist, daß sie einmal



Fig. 18.
Embryonale Bindegewebszelle (*emb*) im Mantel, *k*, Kerne. Vergr. 932.

noch relativ gross erscheint, da noch kein Plasma zur Bildung von Grundsubstanz verbraucht ist, zweitens noch keine Ausläufer ausgesandt sind und auch der Kern noch ziemlich viel Chromatin enthält, das hier in vielen gleichgroßen Schollen angeordnet ist, die unter sich durch feine Chromatinbrücken verbunden sind.

Die Zelle (*emb*) in Fig. 19 ist entschieden schon weiter fortgeschritten. Auf sie kann man wohl recht treffend den Namen »Sternzellen« anwenden. Auch diese Zelle hebt sich durch das dichtere Plasma deutlich von der hyalinen Grundsubstanz ab; die Zelle hat nach den verschiedensten Richtungen, hier nach sieben Richtungen, Ausläufer entsandt, die eine außerordentliche Länge erfahren haben, die sich wiederum geteilt haben und mit denen die Nachbarzellen verschmelzen. Die Zelle selbst zeigt schon nicht mehr den Umfang wie die vorige, ein Zeichen, daß schon Plasma zur Bildung von Grundsubstanz und Fibrillen aufgebraucht ist. Das Plasma dieser Zellen ist körnig und schließt häufig einige größere Konkretionen ein, die wohl als Fettröpfchen angesprochen werden dürften. Außerdem ist in Fig. 19 ein Blutkörperchen (*bk*) zu sehen, das in der Grundsubstanz eingeschlossen erscheint, ferner noch ein Kern (*K*) einer LANGERschen Blase, die eben angeschnitten ist. Der Kern zeigt einen deutlichen Nucleolus, ein feines Chromatinnetz, sonst aber erscheint der Kern gegenüber denen des Bindegewebes und auch der Blutkörperchen recht chromatinarm. Ob die beiden andern Kerne (*K*) in Fig. 18 Blutkörperchen angehören, oder dem Bindegewebe zuzurechnen sind, wage ich nicht zu entscheiden. Die Kerne der embryonalen Spindel- und Kernzellen zeigen stets eine ovale Form und sind dicht mit Chromatin angefüllt; außerdem findet sich in ihnen

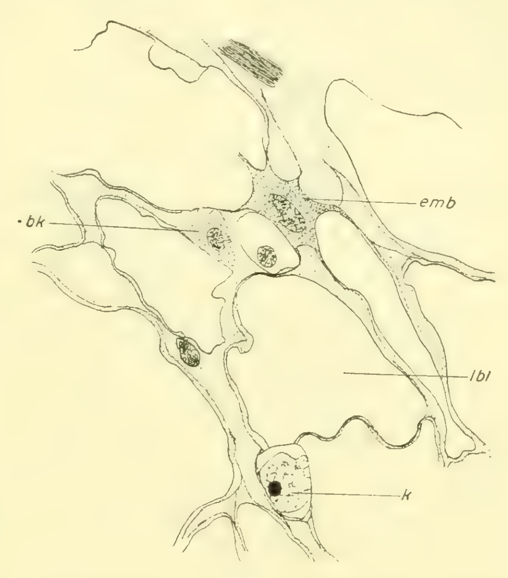


Fig. 19.
Embryonale Bindegewebszelle (*emb*) im Mantel. *bk*, Blutkörperchen; *k*, Kern einer LANGERschen Blase; *lbl*, LANGERsche Blase. Vergr. 932.

häufig ein Nucleolus. Mit der weiteren Umbildung nimmt neben dem Plasmagehalt der Zellen der Kern an Chromatingehalt ab, ein Nucleolus bleibt jedoch meist bestehen.

In der Intercellularsubstanz zwischen den LANGERschen Blasen lassen sich fast immer Fibrillen erkennen, die die einzelnen Zellen umspinnen, sich teilen und auch miteinander verschmelzen. An Stellen, an denen die Wandungen der Blasen quergetroffen sind, finden sich in der Grundsubstanz der schmalen Zone zwischen den einzelnen Blasen nur wenige Fibrillen, meistens 1—2, seltener mehr (Fig. 19). Schneidet man jedoch so, daß der Schnitt parallel der Oberfläche geführt, diese gerade abtrennt, so bekommt man eine Flächenansicht dieser lacunären Blutbahnen wie Fig. 20 zeigt. In ihr findet sich nun eine große Menge von Fibrillen, die sich hier nach allen Richtungen durchflechten oder miteinander anastomosieren. Eine bestimmte Stärke ist diesen Fibrillen nicht zuzusprechen, da dickere und dünnere nebeneinander zugleich vorkommen, die an einzelnen Stellen sogar so fein werden, daß sie von der Grundsubstanz nicht mehr zu unterscheiden sind. Auch können die Fibrillen stellenweise verdickt sein, wie das an einigen auch in Fig. 20 zu erkennen ist. Von einem solchen Flächenschnitt sieht man denn auch deutlich, wie einzelne Fibrillen, die eine beträchtliche Länge erreichen, in die feineren Stränge zwischen die LANGERschen Blasen einmünden. In Fig. 20 ist in einer angeschnittenen LANGERschen Blase noch ein Rest von Plasmafäden (*p*) zu erkennen, die, wie wir im vorigen Abschnitt gesehen haben, die Blase durchziehen und auf denen auch hier feine Glykogentröpfchen zu erkennen sind. Auf die viel größeren Fetttröpfchen (*ft*), die überall

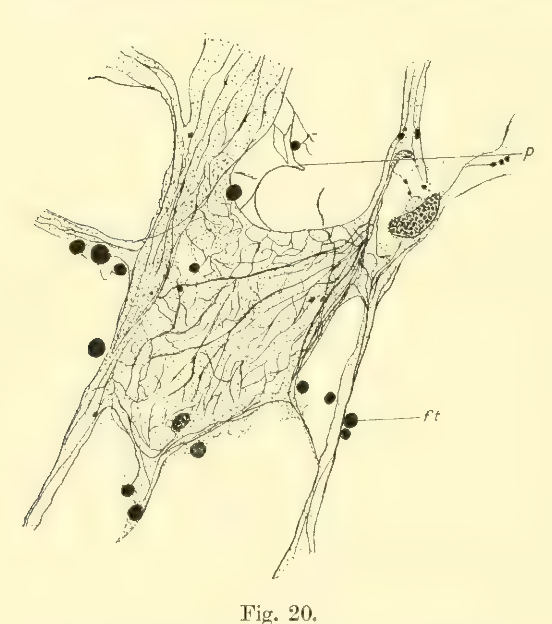


Fig. 20.
Fibrillen im Bindegewebe des Mantels. *ft*, Fetttröpfchen; *p*, Plasmafäden einer LANGERschen Blase. Vergr. 840.

in der Zeichnung zu sehen sind, kommen wir in einem besonderen Abschnitte zurück.

Fig. 21 zeigt uns eine embryonale Zelle aus den Teilen, wo die Langerschen Blasen ein mehr lacunäres Gewebe freilassen, wie es zum Teil die Muskeln umschließt. Links in der Zeichnung sind noch Teile von Langerschen Blasen (*lbl*) zu erkennen und auch, besonders an der unteren, die vorhin betrachteten Fibrillen. Von hier aus breitet sich nun ein lacunäres Gewebe aus, das die einzelnen Muskeln und Muskelfasern (*m*) in ein feines Maschenwerk einschließt. Die Lacunen zeigen einen nur geringen Grad der Füllung, was an dem kleineren Lumen derselben zu erkennen ist. Die embryonale Zelle, die hier eine ziemliche Größe erlangt hat, läßt sich deutlich in der Intercellularsubstanz er-

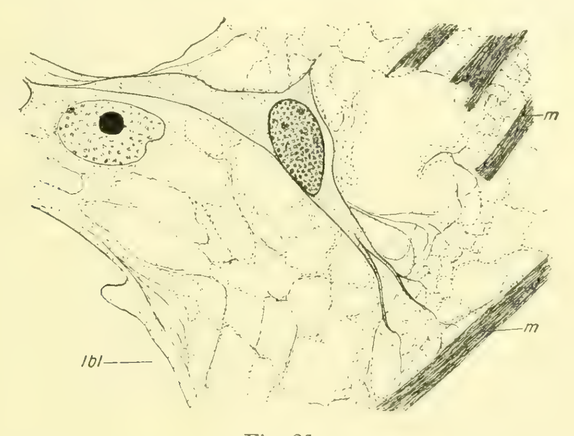


Fig. 21.
Embryonale Bindegewebszelle im Bindegewebe des Mantels. *lbl*, Langersche Blase; *m*, Muskulatur. Vergr. 1400.

kennen. Im übrigen zeigt sie dasselbe Verhalten wie die vorhin beschriebenen Zellen.

In der Literatur finden sich über die Histologie dieses Gewebes wenige brauchbare Angaben. List beschreibt bei *Mytilus galloprovincialis* im Mantel Sternzellen in großer Anzahl, deren Protoplarma oftmals auf eine schmale Zone um den Kern beschränkt ist. Von hier strahlen Protoplasmafortsätze nach allen Richtungen hin aus. Sie werden äußerst fein, sind von Zeit zu Zeit verdickt und gehen mit denen von Nachbarzellen Anastomosen ein, wodurch ein zierliches Netzwerk entsteht. Außerdem treten die Bindegewebsfibrillen mit den Muskelfibrillen in innige Beziehung, »indem auf jedem Querschnitt sich nachweisen läßt, daß die Muskelfasern von einem äußerst feinen

Netz umsponnen werden, dessen Zusammenhang mit den benachbarten Bindegewebszellen direkt ersichtlich ist«. Ein gleiches Verhalten finden wir auch bei der embryonalen Zelle Fig. 21, indem auch hier sich die unteren Ausläufer auf dem Muskel verbreiten, doch werden diese Verhältnisse später zusammenfassend berücksichtigt werden.

Über die Entstehung der Intercellularsubstanzen ist seit den Anfängen der Histologie gearbeitet worden, doch würde es über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen, wollten wir diese Fragen, die zu sehr verschiedenen Ansichten über das Wesen und die Entstehung dieser Substanzen geführt haben, eingehender besprechen.

Auch in bezug auf die Entstehung der Fibrillen hat es zu bedeutenden Streitfragen Anlaß gegeben, ob man eine intra- oder extracelluläre Entstehung derselben annehmen solle, oder ob beide Entstehungsweisen untermischt mit einander vorkommen können. Doch würde es auch hier zu weit führen, diese interessanten Fragen an Hand der zahlreichen Arbeiten, die über diesen Gegenstand erschienen sind, zu verfolgen, zumal in neuerer Zeit eine Fibrillenentstehung beschrieben wird, die mit den früheren Arbeiten vollständig zu brechen scheint; es wird nicht mehr auf den Ort der Fibrillenentstehung das Hauptgewicht gelegt, sondern man sucht vor allem das »wie« der Entstehung zu ergründen. Nur so viel sei über den Ort der Fibrillenbildung gesagt, daß wir nach den älteren Arbeiten eine doppelte Entstehungsweise annehmen können. Besonders FLEMMING hat sich in dieser Beziehung große Verdienste erworben, der an Hand zahlreicher Präparate wohl einwandfrei nachgewiesen hat, daß im Bauchfell vom Salamander die Fibrillen durchweg an und aus den verästelten Bindegewebszellen entstehen, deren Plasma bei der Bildung allmählich aufgebraucht wird. Zunächst erfahren die Zellen eine Massenvermehrung — ein gleiches Verhalten haben wir für die embryonalen Bindegewebszellen in der Typhlosolis festgestellt —, dann treten sie durch kürzere Protoplasmabrücken mit den benachbarten Zellen in Verbindung. Durch Wachstum der Intercellularsubstanzen weichen die Zellen immer mehr auseinander, wobei sich ihre Verbindungen zu immer feineren und immer zahlreicheren Verästelungen auseinanderziehen, endlich lassen diese verästelten Zellen in sich und in ihren Ausläufern die Fibrillen entstehen. FLEMMING hält die Fibrillen keineswegs für tote Substanz, ebensowenig wie die Intercellularsubstanzen; dagegen wagt er nicht zu entscheiden, ob diese cellulär angelegten Fibrillen eigne Wachstumsfähigkeit mitbekommen und ob sie sich durch Teilung selbständig vermehren können.

Neben dieser cellulären Bildung scheint auch eine extracelluläre Bildungsweise vorzukommen, nämlich daß in der Intercellularsubstanz unabhängig von Zellen Fibrillen auftreten können, wie das MERKEL nachgewiesen hat. Durch die Tätigkeit der Zellen wird eine Substanz ausgeschieden, die später fibrillär zerfällt und so die Fibrillen aus sich hervorgehen läßt.

HANSEN hält beide Entstehungsweisen für möglich. Auf seine Arbeit will ich noch etwas näher eingehen, zumal auch in ihr für die Bildung der Grundsubstanz aus Zellen ein neuer Beweis erbracht wird. Im Discus intervertebralis von Kalbsembryonen hat man nackte Bindegewebszellen gefunden, die in sich

und in ihren Zellenausläufern reichliche Bindegewebsfibrillen erkennen lassen, die teilweise frei in der umgebenden Grundsubstanz sich verteilen, oder aber mit denen von Nachbarzellen anastomosieren und sich in jene fortsetzen. Auf späteren Stadien sondert sich die Zelle in ein Ecto- und Endoplasma; die Fibrillen, die sich anfangs auf beide Schichten verteilen, werden später nur noch im Ectoplasma gefunden, während sich die innere Schicht zu einer unverzweigten »Zelle« zusammenzieht. Diese innere Zelle wird nun vom Ectoplasma mit einer Knorpelkapsel umgeben, die mehr oder weniger dicht dem Endoplasma anliegt. Das Ectoplasma wird allmählich zur Bildung von Fibrillen aufgebraucht, die sich nunmehr von der Mutterzelle loslösen und sich in der Grundsubstanz anordnen. Wir haben so eine typische Knorpelzelle entstehen sehen, die nur aus einem Teile der embryonalen Zelle hervorgeht, während der andre Teil zur Bildung von Fibrillen und Grundsubstanz verbraucht wird.

Neben dieser intracellulären Bildung findet sich aber auch eine extracelluläre Entstehungsweise, die mit der ersteren durch Übergänge verbunden ist. Auch Hansen hält die Intercellularsubstanzen nicht für tote Massen, sondern sie müssen ebensogut wie die Zellen als »lebendig« betrachtet werden und können daher innerhalb gewisser Grenzen ohne Beteiligung von Zellen formative Tätigkeit entfalten. Zuweilen ist es ganz unmöglich, Protoplasma und Grundsubstanz voneinander zu trennen. »Im Discus intervertebralis wird es berechtigt sein, die Knorpelgrundsubstanz aufzufassen als eine Art von Ectoplasma, die in keiner Weise im Gegensatz zum Endoplasma zu stellen ist.« Man könnte somit den hyalinen Knorpel als eine Art von Syncytium mit gemeinsamem Ectoplasma auffassen; daher wäre es auch nicht unbedingt nötig anzunehmen, daß die Ernährung der Intercellularsubstanzen nur durch Vermittlung der Zelle nötig sei und daß alle zur Ernährung und Aufbau dieser Substanzen nötigen Stoffe erst das Endoplasma (die Zellen) passiert haben müßten. Diese Annahme wird wohl heutzutage allgegemein gebilligt. Die in der Intercellularsubstanz sich abspielenden Prozesse weisen darauf hin, daß auch ohne direkte Beteiligung der Zellen bzw. Kerne, Ernährung und Wachstum der Grundsubstanzen stattfinden kann, zumal es in besonderen Fällen doch sehr gewagt sein dürfte, den sehr spärlich eingestreuten Kernen und Zellen allein die Funktion der Ernährung zuzuschreiben und ihre Tätigkeit auf solch große Gebiete auszudehnen.

Bei *Anodonta* sehen wir innerhalb der festumgrenzten Bindegewebszellen Fibrillen entstehen, auf deren Bildung wir später nochmals zurückkommen werden; soviel ist aber als sicher anzunehmen, daß die embryonalen Zellen zuerst durch Wachstum ihren Umfang vergrößern, dann in sich die Fibrillen entstehen lassen, die später in der Grundsubstanz liegend angetroffen werden, während das vorher körnige Protoplasma teilweise mit zur Bildung von Fibrillen aufgebraucht wird, ein andrer Teil in die homogene Intercellularsubstanz umgebildet wird, wodurch die Zellgrenzen allmählich verschwinden. Meist bleibt der Kern von einer feinen Zone körnigen Protoplasmas umgeben, als letzter Rest der ehemaligen Zelle. Diese Kerne mit den Protoplasmaresten sind nun überall zwischen den Langerschen Blasen aufzufinden. Unter

Umständen kann jedoch das Plasma nur noch in so feiner Lage vorhanden sein, daß es sich nur mit Mühe auffinden läßt, zuweilen scheint der Kern nackt in der Intercellularsubstanz zu liegen. Die Kerne sind gar nicht allzu häufig anzutreffen, während Blutkörperchen viel häufiger aufgefunden wurden. Das spärliche Vorkommen von Kernen spricht auch wohl dafür, daß sich die Intercellularsubstanzen, die überall reichlich mit Blutbahnen durchsetzt sind, die eigentlich selbst nur Blutbahn darstellen, ohne Einfluß der Kerne direkt aus dem umgebenden Blute Nahrungsstoffe aufnehmen und sich vergrößern können.

Die in der Intercellularsubstanz liegenden Kerne sind zum Teil auch schon von früheren Autoren aufgefunden und als Reste ehemaliger bindegewebiger Zellen erkannt worden. SEMPER beschreibt in der homogenen Grundmasse bei *Limax* und *Arion* »freie Kerne«, während BROCK bei *Aplysia* den fibrillären Zerfall der Bindegewebszellen in Bündel feiner Fibrillen nachgewiesen hat, denen an einer Stelle der Kern mit Protoplasmarest angelagert ist; wo sich die Fibrillenbündeln gabeln, liegt der Kern stets an der Abzweigungsstelle. Ebenfalls beschreibt GROBBEN bei *Cytherea chione* von geringen Plasmamengen umgebene Kerne, »welche sich von den Muskelkernen durch geringe Größe und runde oder ovale Gestalt leicht unterscheiden lassen«. Dagegen ist es unter Umständen ganz unmöglich, eine Muskelfibrille von einer Bindegewebsfibrille mit Sicherheit zu unterscheiden, ein Verhalten, was wir auch für *Anodonta* konstatieren können. Besonders bei jüngeren Tieren, wo sich die Muskelfasern und auch die bindegewebigen Stränge erst herausbilden, kann man mitunter auch eine embryonale Muskelanlage nicht von einer bindegewebigen Anlage unterscheiden, da die ersten Stadien vollkommen gleich erscheinen und auch die Kerne sich noch nicht verschieden entwickelt haben.

β. Das Bindegewebe des schwellfähigen Teiles des Mantelrandes und der Fußkante.

Nähern wir uns nunmehr in unsrer Betrachtung mehr und mehr der Fußkante und dem Muskelrande, so sehen wir, daß die LANGERschen Blasen allmählich an Zahl abnehmen und endlich ganz verschwinden; die Lacunen zwischen den Blasen werden immer weiter und bilden schließlich große Bluträume im Bindegewebe, die einen förmlich cavernösen Charakter annehmen. Gegen die Fußkante hin scheinen die LANGERschen Blasen durch einen Transversalmuskelzug gegen die Lacunen des eigentlichen Schwellgewebes in ihrer Ausdehnung begrenzt zu sein, indem sie bis dicht an diesen Muskelstrang (*m*) heranreichen,

jenseits desselben aber nicht mehr angetroffen werden (Fig. 14). Man könnte diese Muskelzüge als Grenzmuskelzüge festlegen, die den Eingeweidesack von der Fußkante trennen. Dorsal von ihnen treten die LANGERschen Blasen auf, ventral dagegen fehlen diese vollständig, um einem typischen lacunären Gewebe Platz zu machen. Dagegen finden wir im Mantel keine deutliche Abgrenzung; hier treten die LANGERschen Blasen direkt an den schwellfähigen Teil des Mantelrandes heran und hören dann allmählich auf.

Diesen Teilen kommt nun erst der eigentliche Name »Schwellgewebe« mit Recht zu, da durch dessen Füllung mit Blut erst die eigentliche Volumzunahme des Fußes und Mantelrandes bedingt wird. Im gewöhnlichen Zustande jedoch sind nur einzelne Lacunen in geringem Maße mit Blut gefüllt, während die Ränder der übrigen Lacunen sich eng aneinanderlegen, so daß man mitunter von einem Spaltraum im Gewebe nichts erblicken kann. Dann erscheinen die Muskelfasern und Nervenfasern in einem gleichmäßigen Bindegewebe eingebettet, in dem sich ebenfalls Stern- und Spindelzellen, aber auch freie Kerne mit Plasmarest erkennen lassen.

Im Mantelrand lassen sich zwei Radiärmuskelzüge unterscheiden, die senkrecht zum Mantelrand verlaufen und deren wichtigster der Musculus radialis interior ist, der vom Haftepithel aus sich schräg durch den Mantel hindurch nach vorn erstreckt und seine Ausläufer in die drei Mantelfalten, hauptsächlich in die mittlere und innere Falte entsendet. Dieser Muskel dient dazu, das Blut aus den Lacunen des Mantelrandes zurückzutreiben, wenn das Tier beim Schließen der Schalen die Mantelränder einzieht. Außerdem lassen sich noch parallel dem Mantelrande verlaufende Muskelzüge (Musculi circumpalliales) unterscheiden, ferner solche, die die beiden Mantelepithelien miteinander verbinden, die die Musculi radiales bei der Einziehung der Mantelränder unterstützen. Von der ventralen Seite aus zieht sich der schwellfähige Teil des Mantels rings um den Körper herum, und zwar nach vorn bis zum vorderen Schließmuskel, wo die beiden Mantelränder miteinander verwachsen. Nach hinten bildet der Mantel zunächst die beiden Siphonen, den Branchial- und Analsiphon; der erstere ist außen mit Papillen besetzt, während der letztere glattrandig erscheint. Die Siphonen werden durch ein bloßes Aneinanderlegen der beiden Mantelränder getrennt. Im weiteren Verlaufe zum Rücken hin verwachsen die beiden Mantelränder auf eine mehr oder weniger längere Strecke; sie bilden dadurch die dorsale Mantelrinne, indem nur die Innenfalte und zum Teil auch die Mittelfalten miteinander verschmelzen, während

die äußeren Falten unverbunden bleiben. Nun trennen sich die Ränder wieder vollständig. Es entsteht dadurch ein größerer Zwischenraum zwischen den beiden Mantelhälften, »der dorsale Mantelschlitz«, der mit dem Kloakalraume durch einen Kanal (*ka*) in Verbindung steht. Diesen Kanal zeigt Fig. 22. Er besitzt drei Zipfel, von denen der obere direkt dorsal, gegen die Mantelrinne hin gerichtet ist, die beiden andern geben ungefähr die Rundung des Enddarmes wieder, von dem sie durch eine Lage von mit Muskelelementen durchsetzten Bindegewebe getrennt sind, außerdem können sich auch noch LANGERsche Blasen in das Bindegewebe einfügen. Hinter dem dorsalen Mantelschlitz ver-

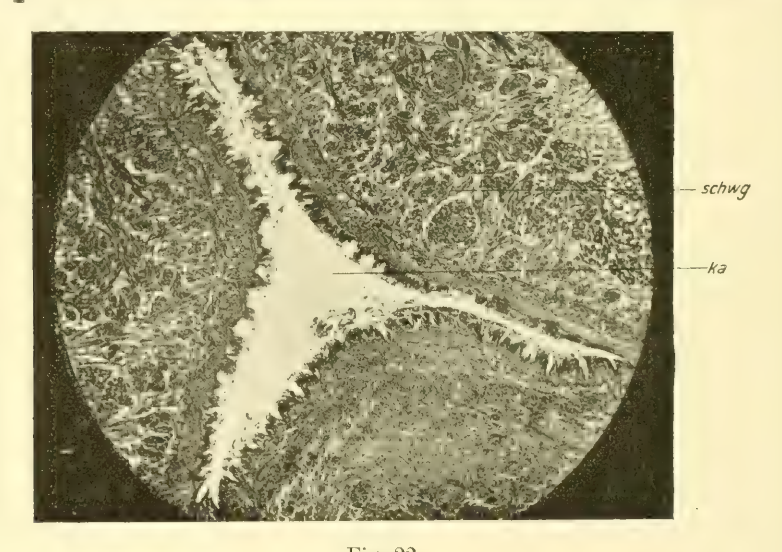


Fig. 22.
Kanal (*ka*), der den dorsalen Mantelschlitz mit der Cloake verbindet; *schwg*, Schwellgewebe. Vergr. 36.

wachsen dann die beiden Mantelränder vollständig zur Mantelnaht, sie bilden einen Wulst, der unter dem Ligament nach vorn zu langsam an Größe abnimmt, sich aber bis zum vorderen Adductor hinzieht. Damit sind wir an unsre Ausgangsstelle zurückgelangt. In allen diesen Teilen nun findet sich ein stark von Muskulatur durchsetztes Bindegewebe, das am ventralen Teile seine stärkste Ausbildung zeigt, nach der dorsalen Seite hin allmählich abnimmt und unter dem Ligament seine kleinste Ausbildung erreicht. Unterhalb der dorsalen Mantelrinne ist es noch ziemlich stark entwickelt (Fig. 22, *schwg*).

Wenn man eine Muschel im Freien beobachtet, so erkennt man, daß sie mit leicht geöffneten Schalen mit dem vorderen Teile im Sande

steckt, während am hinteren Ende die Siphonen weit hervorgestreckt sind. Im normalen Leben sind also diese Teile in einem gewissen Zustande der Schwellung, zwischen den beiden Schalen sind die Mantelränder deutlich sichtbar, und durch Aufeinanderlegen der beiden Hälften verschließen sie den Mantelraum, der nur durch die Siphonen mit dem umgebenden Wasser in Verbindung steht. Auch hinter dem Analsipho müssen wir den verwachsenen Mantelräumen noch eine gewisse Fähigkeit der Schwellung zuschreiben, da auch hier das, den schwellfähigen Teilen durchaus gleiche Gewebe von mehreren, allerdings kleineren Lacunen durchsetzt ist; jedoch geht den Teilen der Mantelnaht das Schwellvermögen wahrscheinlich ab. Im übrigen verweise ich auf die Arbeit von W. Siebert, in der mehrere Abbildungen dieses Verhaltens gegeben

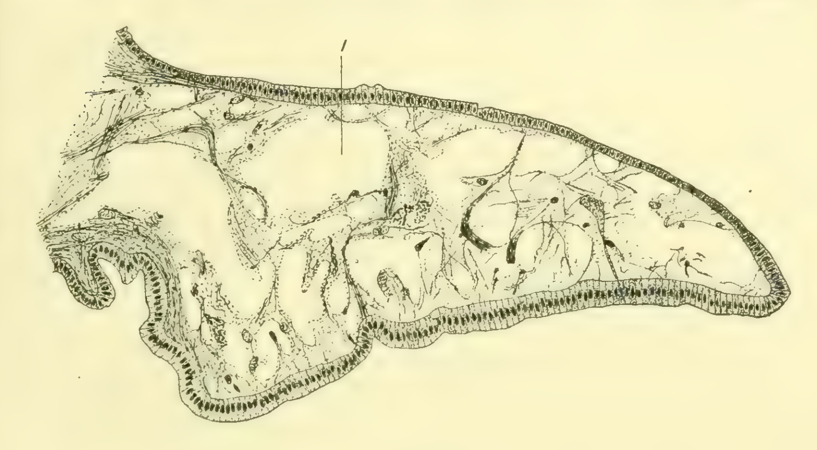


Fig. 23.
Schnitt durch eine Falte des freien Mantelrandes. *l*, Lacunen. Vergr. 116.

sind. Fig. 23 zeigt noch einen Schnitt durch die mittlere Mantelfalte, die einen etwas stärkeren Grad der Schwellung zeigt. Man erkennt hier schon große Blutlacunen (*l*), die sich in dem Gewebe ausgebildet haben; sie zeigen keine bestimmte Form, sondern sind vollkommen unregelmäßig und häufig nur durch feine, mit Muskulatur durchsetzte bindegewebige Stränge voneinander getrennt.

Im eigentlichen Fuße finden wir ein noch viel stärkeres Überwiegen der Muskulatur; auf Schnitten durch einen völlig kontrahierten Fuß erkennt man, daß die Hauptmasse des Gewebes ausgemacht wird von sich nach den verschiedensten Richtungen durchkreuzenden und durchflechtenden Muskelfasern, die durch dünne, bindegewebige Lagen voneinander getrennt sind. Direkt unter dem Epithel ziehen sich in mehr

oder weniger dorsoventraler Richtung gegen die Fußkante drei Muskelbündel hin (Fig. 14), und zwar von außen nach innen zu, 1. der Protractor und der äußere Ast des Retractor anterior (*pr*), hier quergetroffen, 2. der Retractor posterior (*rep*), längsgetroffen, und endlich wieder ein quergetroffener Muskelzug, der innere Ast des Retractor anterior (*ra*). Nach der Fußkante zu verbreiten sich die Muskellagen und lassen sich nicht mehr so scharf trennen, besonders da zahlreiche, der Muskelkante parallel verlaufende und viele Transversalmuskeln hinzukommen. Außerdem sind zwischen den Muskelfasern und dem Bindegewebe viele angeschnittene Drüsen (*dr*) zu erkennen, die in Fig. 14 nur schematisch eingetragen sind. Zwischen den beiden Muskellagen ist ein lacunäres Gewebe in geringer Ausdehnung zu erkennen. Im Stadium der totalen Schwellung sind nun die ventralen Muskelpartien bedeutend auseinandergerückt; zwischen den einzelnen Muskelfasern treten große Hohlräume auf, die einen noch viel stärkeren Umfang als im Mantel annehmen. Bisweilen hat es den Anschein, als ob sich einzelne Muskelfasern und Muskelbündel quer durch eine solche Blutlacune erstrecken würden, aber stets läßt sich nachweisen, daß sie einen bindegewebigen Überzug besitzen, der sie, ebenso wie die Nerven, gegen die direkte Umspülung mit Blut schützt. Die Scheidewände der Lacunen werden im vollkommenen Schwellungszustande so fein, daß es vollkommen ausgeschlossen ist, dieselben im Schwellungszustande zu konservieren.

Wir haben demnach in den eigentlichen Schwellnetzen ein vollkommen lacunäres Gewebe vor uns, wie es Kollmann auch für den ganzen Eingeweidesack annehmen möchte. In diesen Teilen, Fußkante und Mantelrand, zirkuliert das Blut in wahren Lacunen, die eines Endothels vollständig entbehren. Ihre Wandung wird von nacktem Bindegewebe gebildet, das sehr ausdehnungsfähig ist; die bindegewebigen Stränge bilden hier ein wirkliches »Balkenwerk«, während im Gegensatz hierzu im Eingeweidesack und mittleren Mantelteil die Bindegewebsstränge hohl sind, da innerhalb derselben die Blutflüssigkeit zirkuliert.

Die Schwellung des Fußes.

An dieser Stelle würden wir auch kurz auf die Frage nach einer Wasseraufnahme und auf die Schwellung des Fußes einzugehen haben, das sich eng an die Behandlung des Schwellgewebes anschließt. Doch halte ich es für unnötig, nochmals an Hand der Literatur auf diese Verhältnisse einzugehen, zumal in den beiden Arbeiten von Siebert und Schwanecke diese Fragen genauer behandelt wurden. Doch sei es mir gestattet, die Endresultate der beiden Arbeiten hier nochmals kurz zusammenzufassen.

Von einer Wasseraufnahme in das Blutgefäßsystem der Mollusken kann keine Rede mehr sein, mit alleiniger Ausnahme von *Natica Josephina*, für die SCHIEMENZ eine Wasseraufnahme in besonders dazu bestimmte Hohlräume nachgewiesen hat. Pori aquiferi existieren nicht, die Öffnungen auf der Fußkante sind Ausführgänge von Drüsen, die nach innen keine Kommunikation mit den Blutbahnen erkennen lassen. Auch durch die Niere und durch das Pericard kann kein Wasser aufgenommen werden, da das Pericard nicht zum Blutgefäßsystem zu rechnen ist. Selbst GRIESBACH mußte nach genauerer Untersuchung des Blutes der Acephalen seine frühere Annahme einer Wasseraufnahme ins Blut für unmöglich erklären, da dieses in hohem Grade »verändernd auf die normale Beschaffenheit der im Blute enthaltenen zelligen Elemente einwirkt«.

Die Schwellung des Fußes geschieht allein durch Stauung von Blutflüssigkeit in den Lacunen des Schwellgewebes, durch deren Füllung mit Blut die enorme Volumzunahme des Fußes allein zu erklären ist. Wir brauchen also nicht vom Blutgefäßsystem abgeschlossene Räume im Körper der Mollusken anzunehmen, wie dies GRIESBACH nach einer späteren Arbeit für möglich hält, ganz abgesehen davon, daß diese abgeschlossenen Räume nie aufgefunden wurden — mit Ausnahme natürlich von *Natica*.

Die Wasserstrahlen, die wohl nur selten als ausspritzendes Blut anzusprechen sind, lassen sich folgendermaßen erklären. Wenn das Tier die Schalen plötzlich schließt und dann den Fuß, der zwischen die beiden Schalenhälften eingeklemmt ist, zurückzieht, so wird das in der Mantelhöhle befindliche Wasser mit solcher Kraft durch Rinnen des Fußes nach außen gepreßt, daß Wasserstrahlen von verschiedener Stärke hervortreten.

γ. Das lacunäre Gewebe der Mundlappen.

Schon bei Behandlung des fibrillären Bindegewebes haben wir darauf hingewiesen, daß die Hauptmasse des Bindegewebes in den Mundlappen dargestellt wird durch ein typisch lacunäres Gewebe, und zwar werden die Lacunen der Leisten von jenen des übrigen Hauptteiles der Mundlappen durch die oben beschriebene fibrilläre Bindegewebslage gegeneinander abgetrennt (Fig. 9). Ebenso wurde das Fehlen von LANGERschen Blasen in den Mundlappen bei Behandlung der Verbreitung der LANGERschen Blasen festgestellt, so daß wir hier nur noch kurz auf das lacunäre Gewebe einzugehen haben. Dieses bietet jedoch in seinem histologischen Aufbau keine Besonderheiten, so daß wir kurz darüber hinweggehen können. Auffallend ist allerdings die regelmäßige Lagerung derselben, indem sie in Reihen angeordnet erscheinen, die sich parallel den Leisten hinziehen. In dem angrenzenden Gewebe, das hier nur in dünnen Strängen angeordnet ist, sind ziemlich regelmäßig längs- und auch querverlaufende Muskelfasern zu erkennen, die den Wandungen der Lacunen eine gewisse Festigkeit verleihen. Vielfach wird man allerdings die Lacunen mit angeschnittenen feinen Arterienzweigen verwechseln, die hier nicht von

wahren Lacunen zu unterscheiden sind. Wie SCHWANECKE festgestellt hat, gibt die Arteria tentacularis nach beiden Seiten hin regelmäßig Seitenäste ab, die in einem spitzen Winkel zu den Leisten verlaufen; mit diesen Seitengefäßen werden wohl auch die Lacunen parallel laufen, was auf Schnitten allerdings nicht zu erkennen ist. THIELE hat in dem Bindegewebe Fasern beschrieben, »die einzeln das Gewebe durchziehen«, die er nicht als Muskelfasern angesprochen haben will, sondern sie sollen Ausläufer von Bindegewebszellen darstellen. Er wird jedoch darin schon von LIST berichtigt, der diese Fasern als Muskeln erkannt hat, was ich nur bestätigen kann und was nach Malloryfärbung auch leicht zu konstatieren ist. Im übrigen liegen in dem Bindegewebe Spindel- und Sternzellen, ferner freie Kerne, ganz wie wir es an den andern Stellen des Körpers beschrieben haben und wie es sich in der Niere ebenfalls vorfindet. Bei Mytiliden sollen in den Leisten eigentümliche Stäbchen vorkommen aus modifizierter Bindesubstanz, die sich ähnlich wie die Chitinstäbchen in den Kiemen verhalten sollen. Da sie sich in ihrem Aussehen auch den strukturlosen Membranen unter dem Epithel nähern, so hält THIELE für beide Bildungen eine gleiche Entstehungsart für möglich, und zwar derart, daß die Stäbchen durch lokale Verdickungen der Membran entstanden sein können. Für *Anodonta* ist das Vorkommen dieser Stäbchen direkt zu verneinen.

δ. Das lacunäre Gewebe der Leber.

Ebenso können wir kurz über das Bindegewebe der Leber hinweggehen, da auch hier keine Besonderheiten anzutreffen sind. Bei Behandlung der LANGERschen Blasen haben wir gesehen, daß die äußeren Leberschläuche von den Blasen umgeben sind, die nach dem Innern zu mehr und mehr zurücktreten und einem rein lacunären Gewebe Platz machen (Fig. 15). Das Bindegewebe ist nur äußerst sparsam entwickelt, ohne Muskulatur, die nur unter den größeren Schläuchen spärlich ausgebildet ist. Meist liegen in den Lacunen Blutkörperchen, die sich anscheinend auch mit Secretstoffen der Leber beladen haben, da in ihnen Concremente angetroffen werden, die dieselbe Farbe zeigen wie diejenigen innerhalb der Fermentzellen; außerdem scheint auch hier eine Aus- und Einwanderung von Wanderzellen in das sezernierende Epithel stattzufinden.

ε. Niere und Renopericardialwand.

An wichtigeren Arbeiten über die Niere der Teichmuschel möchte ich nur die von GRIESBACH und RANKIN erwähnen. Doch finden sich

in der ersteren Arbeit keine hier in Betracht kommenden wesentlichen Tatsachen, da GRIESBACH nur kurz den histologischen Bau dieses Organes beschreibt. Dagegen geht RANKIN etwas genauer auf die Histologie des Bindegewebes ein, er unterscheidet drei verschiedene Zellarten, die wir der Reihe nach kurz besprechen wollen.

1. Rundliche, »grobkörnige Zellen«, die überall vereinzelt vorkommen, kurze Plasmafortsätze aussenden und gelbliche, lichtbrechende Körnchen enthalten. Diese Zellen können wohl kaum etwas andres sein als Blutkörperchen, die zuweilen einzeln im Bindegewebe oder auf dem

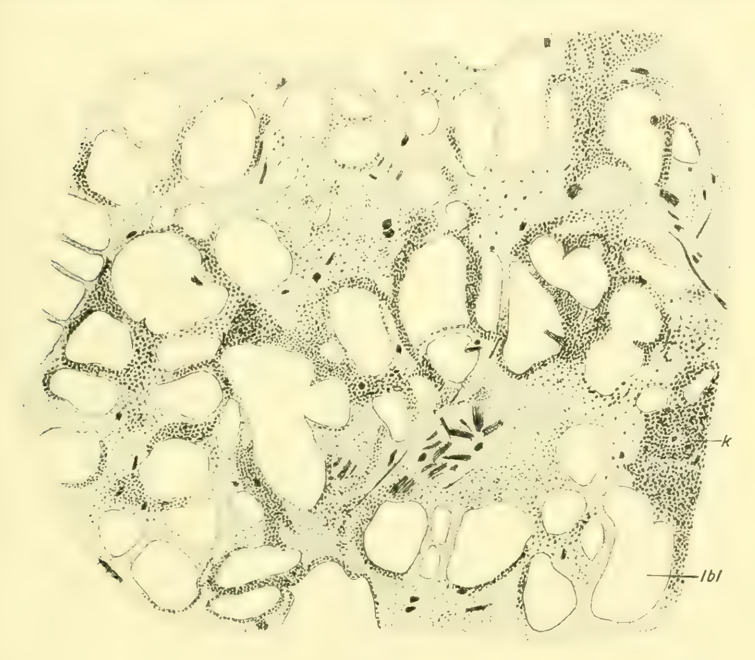


Fig. 24.
Kalkkörnchen (*k*) im Bindegewebe des Mantels. *lbl*, LANGERsche Blasen. Vergr. 308.

Bindegewebe angetroffen werden (Fig. 34, *bk*). RANKIN gibt selbst zu, daß sie von Blutkörperchen oft nicht zu unterscheiden wären »und ihrer Natur nach sind sie wahrscheinlich mit diesem verwandt«. Die zweite Art sind »unregelmäßig verzweigte stern- oder spindelförmige Zellen«, sie besitzen Ausläufer, die sich am Ende wieder teilen können; in der Mitte des verschieden großen Zellkörpers liegt ein ovaler Kern. »Die Ausläufer besitzen eine äußerst feine, fibrilläre Struktur, welche am Zellkörper kaum wahrnehmbar ist. Diese Fibrillen verlieren sich in der Grundsubstanz oder anastomosieren seltener mit Ausläufern von

andern Zellen«. Da RANKIN diese Zellen mit den von KÖLLMANN beschriebenen Stern- und Spindelzellen der Darmleiste übereinstimmen läßt, so hätten wir auch hier die embryonalen Zellen vor uns, die wir überall im Bindegewebe angetroffen haben, brauchen daher nicht mehr auf dieselben einzugehen. Anders verhält es sich allerdings mit der dritten Kategorie von Zellen, die RANKIN besonders in der oberen Wand des Nierenganges, also in der Renopericardialwand angetroffen hat. Er beschreibt sie als »längliche, bandförmige, meistens unverzweigte

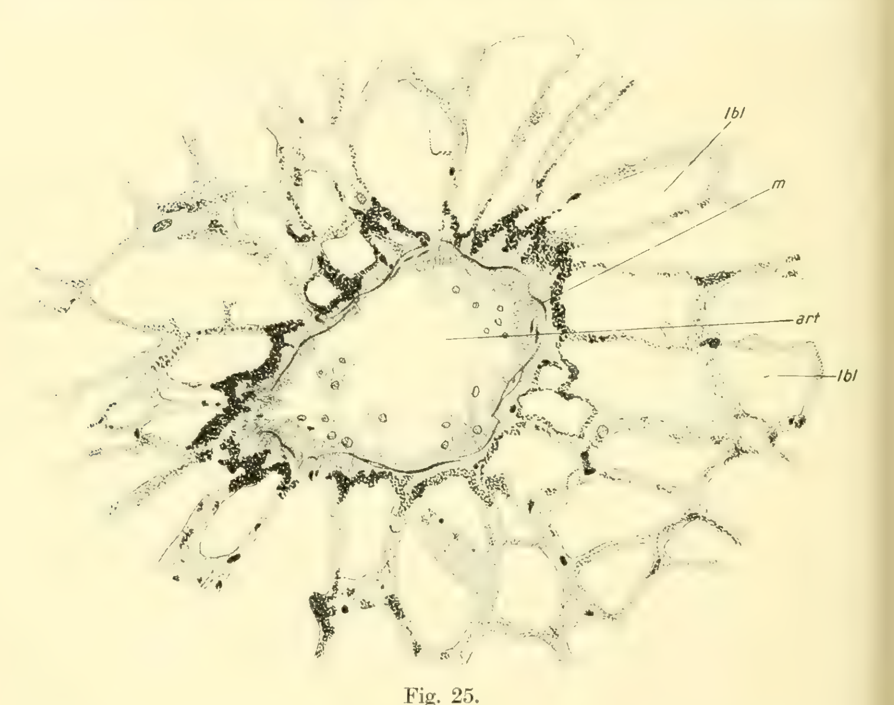


Fig. 25.
Kalkkörnchen an einer Arterie (*art*) des Eingeweidesackes. *lbl*, LANGERsche Blasen; *m*, Muskelfasern. Vergr. 266.

Zellen«, die in zwei verschiedenen Größen vorkommen, »eine sehr feine, immer unverzweigte, etwa 0,001 mm breite, fadenförmige Zelle und zweitens eine breite, nicht selten einfach gegabelte bandförmige Zelle«. Die Zellen der zweiten Gruppe besitzen einen rundlichen Kern, der von gelblichen Körnchen umgeben ist, sie zeigen einen fibrillären Bau; ihre Enden verbreitern sich, indem sich die Fibrillen voneinander trennen und sich in der Grundsubstanz fächerförmig ausbreiten. Nach meinen Erfahrungen kann hier nur eine Verwechslung mit Muskelzellen vorliegen, die ebenfalls in der Renopericardialwand am häufig-

sten auftreten und sich hier nach allen Richtungen durchkreuzen, »so daß es nicht möglich ist, diese Wand in zwei Schichten zu trennen«, was mit den Angaben RANKINS über die bandförmigen Zellen wohl übereinstimmt. Besieht man nunmehr ein gefärbtes Totalpräparat dieser Wand zwischen Nierengang und Pericard, so fällt eine Ähnlichkeit mit der RANKINschen Fig. 5 sofort auf, indem sich hier die Muskelzellen nach allen Richtungen durchkreuzen, geben sie ein ganz gleiches Bild wie die RANKINschen bandförmigen Zellen. Ferner findet sich bei RANKIN noch eine Angabe, die eine Verwechslung mit Muskelfasern als wahrscheinlich hinstellt: »Im Sinus venosus, welcher in nahe Beziehung zur oberen Wand des Nierenganges steht, haben die Faserzellen ein ähn-

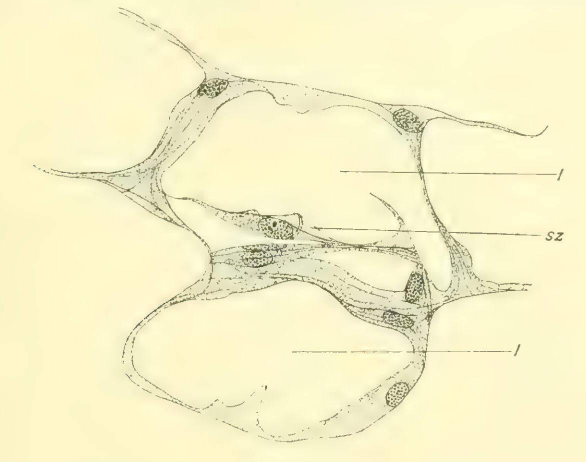


Fig. 26.
Lucunäres Bindegewebe der Niere. *l*, Lacunen; *sz*, Spindelzellen. Vergr. 504.

liches Aussehen; nur sind sie in Balken vereinigt, zwischen welchen die Löcher in seiner Wandung liegen«. Untersucht man daraufhin diese Wand des Sinus venosus (Fig. 39), so erkennt man mit Leichtigkeit nach MALLORY-Färbung, daß sie von zahlreichen Muskelfasern gebildet wird, die in einem festen Bindegewebe eingebettet liegen. Diese Muskelfasern sondern sich zeitweise von der Wand des Sinus venosus ab und verteilen sich in der oberen Wand des Nierenganges, also auch hier kann nur eine Verwechslung mit Muskelfasern vorliegen. RANKIN hält eine Täuschung in dieser Richtung auch selbst für möglich, wenn er sagt: »Es läßt sich nicht leicht bestimmen, ob die bandförmigen Zellen nur von bindegewebiger Natur sind, oder ob sie nicht manchmal entweder Muskelzellen sind oder mindestens bindegewebige Hüllen für die Muskelzellen bilden«.

Meine Untersuchungen über das Bindegewebe der Niere habe ich vorzugsweise an einem 14 mm großen Tier angestellt, da bei jüngeren Tieren die Bilder viel klarer sind und sich das Nierenepithel noch nicht so stark eingefaltet hat, so daß zwischen den Epithelien genug Platz bleibt für eine Ausbreitung des Bindegewebes. Ganz allgemein genommen sitzt das Nierenepithel einer bindegewebigen Schicht auf, die an einzelnen Stellen so dünn werden kann, daß sie nur schwer oder gar nicht mehr zu konstatieren ist. In dieser Schicht finden sich nun hin und wieder Kerne eingelagert, die eine Verbreitung der bindegwebigen Lage hervorrufen. Zuweilen finden sich auch noch embryonale Zellen, hier meist Spindelzellen, die sich dicht der Wandung anlegen (Fig. 26, 27,

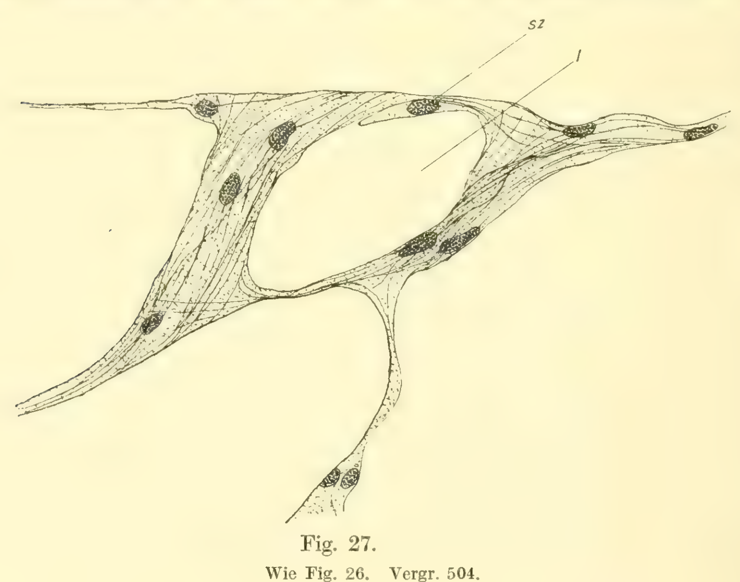


Fig. 27.
Wie Fig. 26. Vergr. 504.

29, *sz*). Das Bindegewebe der Niere ist ein rein lacunäres Gewebe; wir haben also zwischen den beiden bindegewebigen Lagen, die das Nierenepithel vor der direkten Umspülung mit Blut schützen, ein weit ausgedehntes Lacunensystem, indem sich Ansammlungen von Blutkörperchen (Fig. 13) oder aber auch vereinzelte Blutzellen finden lassen (Fig. 29, *bk*). Die beiden Epithelien werden nun zeitweise durch bindegewebige Stränge und Balken miteinander verbunden (Fig. 26, 27), die sich unter den beiden Epithelien verbreiten, in der Mitte dagegen einen Balken darstellen, der die beiden Epithelien zu stützen scheint, so daß das ganze Gebilde wie ein Doppel-T-Träger aussieht. Besonders schön zeigt dieses Verhalten Fig. 28, die einen solchen Bindegewebsträger darstellt, der

das Nierenepithel an einen Muskel befestigt, in unsrem Falle an den Retractor posterior. Die Balken können ganz verschiedene Länge erreichen, je nachdem das Nierenepithel an der bestimmten Stelle weiter auseinandergerückt ist oder nicht. An den Stellen, an denen das Epithel fast bis zur Berührung genähert erscheint, können auch schon die beiden Lagen des Bindegewebes unterhalb der Epithelien miteinander verschmelzen und so die Befestigung der Epithelien bewerkstelligen. In den verbindenden Balken sind nun eine Menge von Fibrillen erkennbar, die sich vielfach durchflechten und auch miteinander Verbindungen

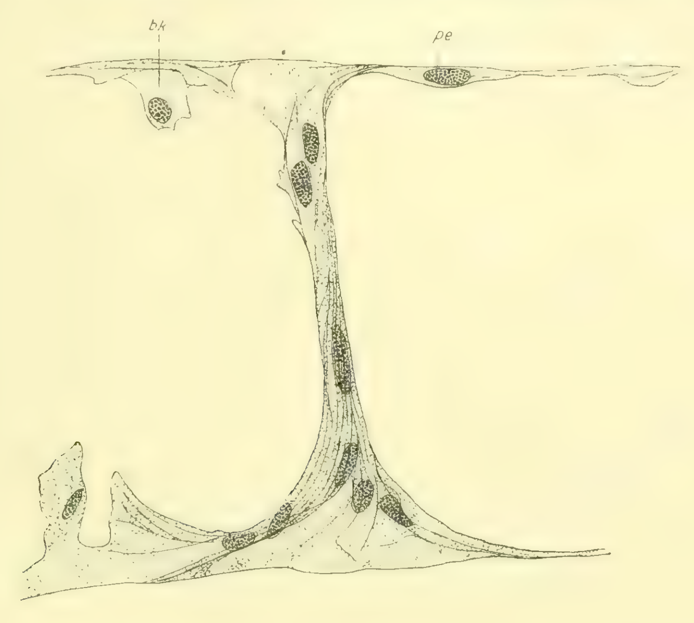


Fig. 28.

Wie Fig. 26. *bk*, Blutkörperchen; *pe*, Perimysium. Vergr. 504.

eingehen. Meist verlaufen sie in der Längsrichtung des Balkens und verteilen sich erst unterhalb der Epithelien nach den verschiedensten Richtungen. In Fig. 28 verlaufen sie in gewundener Richtung, so daß der ganze Strang etwas gedreht erscheint. In der hellen Grundsubstanz sind überall freie Kerne zu erkennen, die alle eine ovale Gestalt besitzen und dicht mit Chromatin angefüllt sind. Einige lassen außerdem einen Nucleolus erkennen. Daneben sind aber auch indifferente Zellen vorhanden, was ich oben schon kurz erwähnte, die entweder noch keinerlei Umwandlung zeigen (Fig. 27, 29 *sz*) und sich dicht der übrigen Bindesubstanz anlegen oder aber sie lassen schon einen fibrillären Zerfall

erkennen (Fig. 26, *sz*) und liegen frei durch die Lacune gespannt (Fig. 29, *sz*). Ein ähnliches Verhalten des Bindegewebes finden wir in

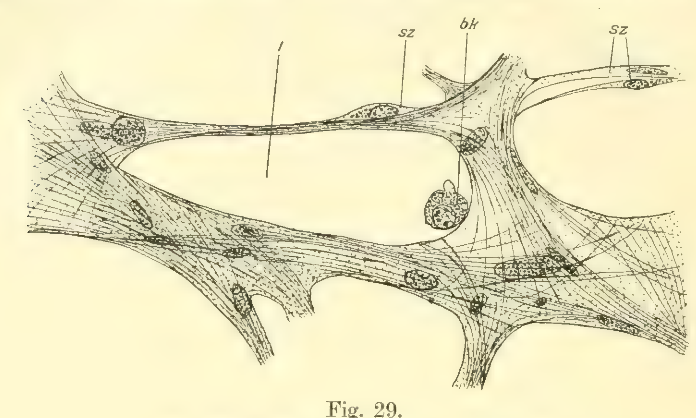


Fig. 29.
Wie Fig. 26. *bk*, Blutkörperchen. Vergr. 420.

der Renopericardialwand. Auch hier findet sich ein lacunäres Gewebe, das Fig. 29 deutlich zur Anschauung bringt. Die Zeichnung ist einem Flächenschnitte dieser Wand entnommen, dicht oberhalb des Nierenganges. Wir sehen eine Lacune (*l*), in der ein Blutkörperchen (*bk*) liegt, außerdem sind die angrenzenden Lacunen angedeutet. Das Bindegewebe wird auch hier von soliden Balken gebildet, in denen sich zahlreiche Fibrillen erkennen lassen, die sich zum Teil dicht zusammendrängen, an breiteren Stellen sich fächerförmig ausbreiten und sich mit andern Fibrillen vereinigen und verkleben. Einen verbindenden bindegewebigen Strang zeigt ferner Fig. 30; dieses Bindegewebe spannt sich quer durch die Renopericardialwand aus und verbindet das Epithel des Nierenganges mit dem Pericardepithel (*ep*). Auch hier zeigen sich wieder zahlreiche

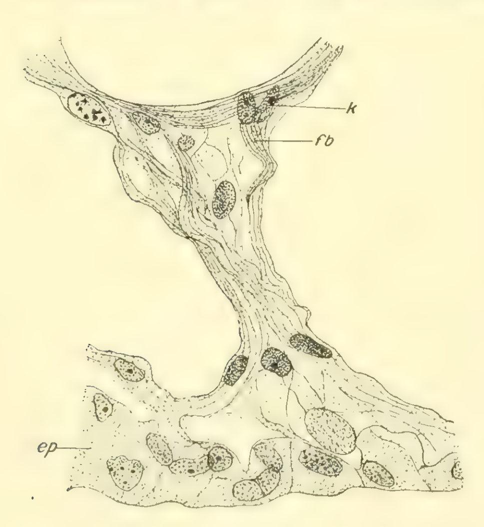


Fig. 30.
Lacunäres Bindegewebe aus der Reno-Pericardialwand. *ep*, Pericardepithel; *fb*, Fibrillenbündel; *k*, Kern. Vergr. 672.

Fibrillen, die der Richtung des Balkens parallel verlaufen und sich unterhalb des Nierengangepithels mit andern Fibrillen verbinden. Überall liegen wieder freie Kerne in der Bindesubstanz, die keinerlei Plasmazonen erkennen lassen; sie haben ebenfalls eine ovale Gestalt und dichten Chromatingehalt. Das Fibrillenbündel (Fig. 30, *fb*) läßt noch auf eine embryonale Zelle schließen, da die Fibrillen noch dicht aneinanderliegen und sich noch nicht in die Grundsubstanz ausgebreitet haben; ob hier nun noch eine Zellgrenze vorhanden ist, läßt sich nach der Färbung nicht mehr feststellen. Man kann aber trotzdem mit ziemlicher Sicherheit behaupten, daß diese Fibrillen ein und derselben Zelle angehören, die durch fibrillären Zerfall und Umbildung in Grundsubstanz vielleicht schon verloren gegangen ist. Dann hätten wir den in dem Fibrillenbündel liegenden Kern (*k*) als den Kern der ehemaligen Zelle anzusprechen.

b. Einschlüsse.

α. Fett, Kalk, Pigment.

Es bleiben uns noch die Gebilde zu erwähnen übrig, die keine regelmäßigen Bestandteile des Gewebes sind und keinen wesentlichen Einfluß auf den histologischen Bau des Gewebes ausüben, ich meine die Einschlüsse, die in wechselnder Zahl und Anordnung an den verschiedenen Regionen des Körpers vorkommen. Auf das Vorhandensein von Fetttröpfchen sind wir schon bei der Behandlung der LANGERschen Blasen aufmerksam geworden. Wir fanden dort innerhalb derselben größere und kleinere Fetttröpfchen (Fig. 16, *ft*), die mitunter auch ganz fehlen können, zuweilen in so großer Menge innerhalb der Zellen vorkommen können, daß sie einen großen Teil des Inhaltes ausmachen. Aber auch in dem lacunären Gewebe zwischen den LANGERschen Blasen findet sich noch eine große Menge von Fett (Fig. 20, *ft*), das in verschieden großen Tröpfchen überall aufzufinden ist; doch scheint die Größe derselben nicht über ein gewisses Maß hinauszugehen. Die Tropfen können einzeln liegen, oder aber auch dicht zusammengedrängt sein; dadurch entstehen größere Konglomerate, die aber immer noch ihren Aufbau aus kleineren kugeligen Gebilden erkennen lassen. Im Schwellgewebe des Mantels sind wenig oder gar keine Fetttröpfchen zu finden, ein Zeichen, daß dies Gewebe nicht zur Nahrungsspeicherung bestimmt ist.

Auf das Vorkommen von Kalk hat in neuerer Zeit SIEBERT hingewiesen, der auch von den Kalkkörperchen einige Abbildungen gegeben hat, ich verweise auf seine Fig. 36, 37, 38. Auch über die Häufigkeit ihres Vorkommens kann ich mich seinen Ausführungen vollkommen

anschließen; besonders häufig sind die Körnchen in den Kiemen und in den Mundlappen anzutreffen, so daß nach Silbernitrat-Pyrogallolbehandlung das ganze Gewebe fast durchweg schwarz erscheint. Hier bilden die Körnchen auch größere Komplexe, die durch Verschmelzung mehrerer entstanden sind. An dem in Alkohol konservierten Material erscheinen die Körnchen gelblich und stark lichtbrechend. Der Kalk ist an eine organische Grundlage gebunden, die sich mehr oder weniger stark färben läßt. Auf ein ziemlich regelmäßiges Vorkommen dieser Kalkkörnchen möchte ich jedoch noch besonders hinweisen; und zwar finden sich im Mantel direkt hinter dem Schwellgewebe zwischen den ersten Langerschen Blasen Kalkkörnchen mit großer Regelmäßigkeit wie Fig. 24 zeigt. Die Körnchen (*k*) können vereinzelt liegen oder aber in solch ungeheurer Menge auftreten, daß durch ihr Vorkommen das ganze Bindegewebe verdeckt wird, wie das ja auch auf Fig. 24 an verschiedenen Stellen zu sehen ist. Ein ähnliches Bild gibt Siebert aus den Mundlappen in Fig. 38. Das Auftreten von Kalk bei den einzelnen Tieren ist sehr variabel und richtet sich wohl hauptsächlich nach dem Kalkgehalte des Wassers. Der Kalk scheint im ganzen Muschelkörper verbreitet zu sein, auch im centralen Mantelteil und im Eingeweidesack läßt sich mit Silberbehandlung überall Kalk feststellen. Ein massenhaftes Auftreten im Eingeweidesack zeigt Fig. 25. Hier hat die organische Grundlage den Farbstoff ganz energisch festgehalten, so daß die Körnchen total schwarz aussehen und sich deutlich vom Bindegewebe abheben. Die Figur zeigt einen Querschnitt eines arteriellen Gefäßes (*art*) mit den angrenzenden Langerschen Blasen (*lbl*). Kerne sind in dem Bindegewebe nur spärlich zu finden. Die Kalkkörnchen zeigen nach Behandlung mit Säuren eine konzentrische Schichtung, wie das schon Thiele an den Körnchen in den Mundlappen konstatiert hat. Semper beschreibt bei den Pulmonaten das Vorkommen von Kalk, der in feinen Körnchen auch innerhalb der Zellen auftreten kann, wie bei *Helix*, *Limnaeus*, *Planorbis*. von Hessling findet bei der Flußperlmuschel 1 μ große Körnchen im Mantel, deren wahre Natur er nicht erkannt hat, die aber sicher Kalkkörnchen waren. Ebenfalls finden wir bei Bronn einige Angaben über die Ablagerung von Kalk, der zur Bildung der Schalen Verwendung finden soll.

Es bleibt uns noch das Pigment zu betrachten übrig, das in zwei verschiedenen Modifikationen auftritt. Die eine, häufig oder stets auftretende Art wird vorzugsweise innerhalb der Spindel- und Sternzellen gefunden, die von Kollmann als hellgelbe, fettglänzende Kügelchen beschrieben werden, die in wechselnder Zahl im Plasma der Zellen liegen.

In Alkohol ist es sehr leicht löslich, so daß es an konserviertem Material nicht mehr zu entdecken ist. Im frischen Zustand ist es leicht zu sehen, doch wird man sich hüten müssen, die in den Blutkörperchen auftretenden Granula mit Pigmentmassen zu verwechseln, ein Fehler, den KOLLMANN begangen hat. Er beschreibt in den Rundzellen größere gefärbte Konkretionen, »deren wahre Natur noch zu eruieren ist, die aber wahrscheinlich doch als Pigmentmassen aufzufassen sind«. Ferner beschreibt KOLLMANN im Eingeweidesack eine Pigmentablagerung, auf die Alkohol keinen Einfluß besitzen soll. Nach seinen Angaben und nach seiner Abbildung (Taf. XXXVII, Fig. 8) kann jedoch hier eine Verwechslung mit Kalkkörnchen vorliegen. Die zweite Art von Pigment tritt nur ganz vereinzelt auf, als meist einzelne, im Bindegewebe verstreute braune Körnchen, die gegen Reagentien sehr widerstandsfähig sind. LIST bildet sie bei den Mytiliden des Golfes von Neapel ab als kleine, rundliche, braune Kügelchen, die sowohl vereinzelt als auch in größerer Anzahl besonders die Sternzellen des Bindegewebes anfüllen; ebenso hat er sie in geringer Zahl auch in Nerven aufgefunden. Dasselbe Pigment scheint es auch zu sein, das in den Epithelzellen zuweilen in dicht gedrängter Lage angetroffen wird und meist den oberen Teil derselben dicht anfüllt.

Über die Ablagerung dieses Pigmentes hat LIST Versuche angestellt, derart, daß er Teile der Schale entfernte und die darunterliegenden Gewebe dem Lichte aussetzte. Auf Grund dieser Versuche gelangte er zu der Überzeugung, daß das Licht einen großen Einfluß auf die Ablagerung dieses Pigmentes ausübe. Ein gleiches Verhalten zeigten Tiere, die in der Natur gefangen wurden, und zwar an Stellen, wo das Licht ungehinderten Zutritt hatte; während Tiere, die in Grotten oder Höhlen des Gesteines bei Lichtabschluß oder bei nur spärlicher Lichtzufuhr lebten, keine oder höchstens sehr geringe Pigmentierung zeigten. Ein ähnliches Verhalten für die Pigmentablagerung konnte er bei *Litophagus litophagus* konstatieren. FAUSSEK kam auf Grund gleicher Experimente — allerdings waren die Tiere, denen er Teile der Schale entfernt hatte, alle mehr oder weniger verletzt — zwar zu ganz denselben Endresultaten, er hält aber nicht das Licht für den wirksamen Faktor einer Pigmentablagerung, sondern das Wasser oder vielmehr den im Wasser gelösten Sauerstoff, der eine vermehrte Pigmentablagegerung bedingt. »So sind diejenigen Körperteile am stärksten pigmentiert, welche der direkten Wirkung des Sauerstoffes am meisten ausgesetzt sind und in welchem die Atmung der Zellen der Haut und ihre Sauerstoffaufnahme am energischsten vor sich geht«.

β. Parasiten.

Bei v. Hessling findet sich die Angabe, daß die Perlmuschel äußerst arm an Parasiten wäre; trotz seiner ausgedehnten Untersuchungen hat er niemals Parasiten angetroffen. Ein gleiches Verhalten kann von unsrer *Anodonta* wohl schwerlich behauptet werden; doch wird sich auch hier das Vorkommen von Parasiten nach der Umgebung richten, in der die Tiere leben. Auf jeden Fall ist für die Cölber *Anodonta* festzustellen, daß sie sehr häufig von Parasiten infiziert ist, die zuweilen in ungeheurer Menge in ihr enthalten sind. Zunächst sei auf die Milbe *Atax* verwiesen, die ihre Eier in das Bindegewebe des Mantels legt, wo sie sich dann weiter entwickeln, ohne jedoch größere sichtbare Schädigungen des umliegenden Gewebes hervorzurufen.

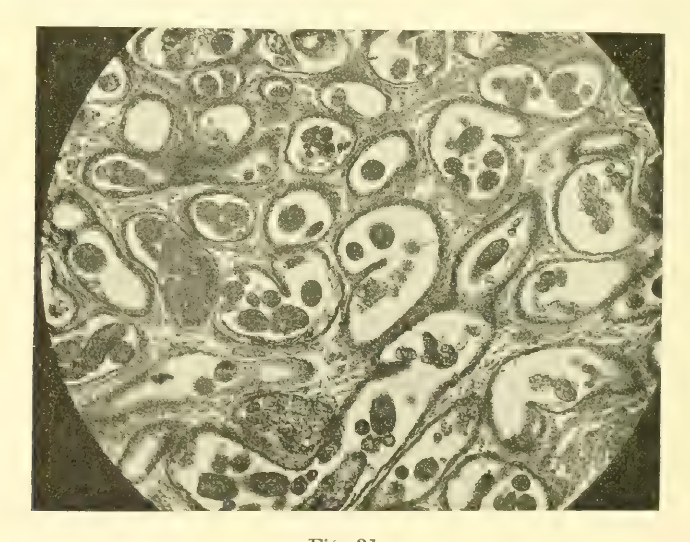


Fig. 31.
Schnitt aus dem Eingeweidesack mit Sporocystenschläuchen von *Gasterostomum fimbriatum*. Vergr. 50.

Im Gegensatz hierzu ruft ein andrer Parasit, der sehr häufig in den Cölber Muscheln angetroffen wird, geradezu ungeheuere Verheerungen des Bindegewebes hervor. Öffnet man einer Muschel den Herzbeutel und nimmt das Herz mit dem Darm heraus, so sieht man zwischen den beiden Nieren den Sinus venosus durchschimmern, in dem sich, wenn das Tier infiziert ist, lange weiße Fäden erkennen lassen. Diese Fäden können eine ungeheure Länge erreichen und in so dicht gedrängter Masse den ganzen Sinus venosus anfüllen, daß eine geregelte Blutzirkulation gar nicht mehr möglich erscheint. Wir haben es hier mit Sporocystenschläuchen, dem sogenannten Bucephalus, zu tun, der erst in größeren Raubfischen zum geschlechtsreifen Tier, dem *Gasterostomum fimbriatum* heranwächst. Vom Sinus venosus aus scheint dieser Parasit in den venösen Blutbahnen vorzudringen und wird schließlich im ganzen Eingeweidesack gefunden. Fig. 31 zeigt wohl zur Genüge, in welch ungeheurer Menge diese Sporocystenschläuche

vorkommen können und was sie für enorme Zerstörungen im Körper anrichten können. Von einem festen Bindegewebe kann überhaupt keine Rede mehr sein, LANGERsche Blasen sind gar nicht mehr anzutreffen, nur hin und wieder findet man einen Rest von Bindegewebe, der zwischen den Schläuchen übrig geblieben ist. Von Geschlechtsorganen war gar nichts mehr zu entdecken, nur die festere Muskulatur scheint wenig unter den Parasiten zu leiden, sonst aber dürften alle Organe des Körpers in Mitleidenschaft gezogen werden. Was an solchen Präparaten noch besonders auffällt, ist die ungeheure Menge von Blutkörperchen, die zwischen den Schläuchen gefunden werden und die die Zahl derjenigen bei normalen Tieren bedeutend übertreffen. Außerdem findet sich noch im Pericard ein weiterer Parasit, der zu den Trematoden gehörende *Aspidogaster conchicola*, der in höchstens zwei bis drei Exemplaren, die eine Größe von 3—4 mm erreichen, im Herzbeutel aufgefunden wurde, was ich nur kurz erwähnen möchte.

C. Die Grenzmembranen.

Kehren wir nach dieser kurzen Abschweifung nochmals zum Bindegewebe zurück und betrachten zunächst die Grenzmembranen, auf die wir schon bei der Behandlung des Darmbindegewebes aufmerksam geworden sind. Es wurde dort gezeigt, daß das fibrilläre Bindegewebe der Typhlosolis und auch das lacunäre Gewebe vom eigentlichen Darmepithel durch eine verschieden dicke Schicht scheinbar homogener Bindesubstanz abgetrennt ist (Fig. 1. 12, *gm*). Bindegewebsfibrillen ließen sich in ihr nicht erkennen, dagegen zeigte sich nach Resorzinfärbung, daß diese Schicht ein dichtes Netzwerk von sich durchkreuzenden elastischen Fasern enthält, die für die Erhaltung des Darmlumens einen wichtigen Faktor darstellen. Über die Ausbildung der »Basalmembranen« sagt GUTHEIL, daß diese um so stärker ausgebildet wären, je größeren Faltungen das ihnen aufsitzende Epithel unterworfen wäre. Daher findet GUTHEIL auch auf den Typhlosolen nur eine schwache »Basalmembran«, das Epithel soll hier dem fibrillären Bindegewebe direkt aufsitzen, »die Basalmembran scheint nur sehr dünn entwickelt«. Dies dürfte aber doch wohl kaum vollständig den Tatsachen entsprechen; einmal ist über die Stärke der Grenzmembranen am Darm zu sagen, daß diese eine sehr wechselnde ist, dann aber findet sich auch auf den Typhlosolen eine ebenso gut ausgebildete Grenzmembran wie am Dünndarm und »auf der concaven Seite des Darmkanals im Enddarm«, in vielen Fällen sogar übertrifft die Grenzmembran der Typhlosolis die letztere an Stärke. Auf die Verwechselung zwischen Basalmembran und Grenzmembran habe ich schon oben hingewiesen; ich möchte aber nochmals betonen, daß die Grenzmembranen am Darm sowohl als auch an allen andern Stellen des Körpers, wo wir solche vorfinden, allein durch Verdichtung des daruntergelegenen Bindegewebes entstanden

sind und nicht einem Ausscheidungsprozesse des aufsitzenden Epithels ihre Bildung verdanken.

Ein weiteres wichtiges Vorkommen findet sich unter dem Epithel der Körperoberfläche. Das ganze Epithel sitzt einer solchen Grenzschicht auf, das so innig mit der letzteren verbunden ist, daß die Epithelzellen bei schlechter Konservierung eher an ihrem basalen Ende durchreißen. als daß sie sich vollständig von ihr loslösen. Über die Dicke dieser Schicht ist zu konstatieren, daß sie ebenfalls eine sehr wechselnde ist, im Ganzen genommen ist sie jedoch feiner ausgebildet als am Darm und zuweilen nur schwer zu erkennen, besonders an den schwellfähigen Teilen, Fußkante und Mantelrand, wo sie außerdem noch durch die stark ausgedehnte Muskulatur und die einzelligen Drüsen verdeckt wird. An den Stellen, an denen eine Festheftung des Weichkörpers an die Schale vorhanden ist (Mantelnaht, Adductoren), fehlt eine Grenzmembran, was ich im Gegensatz zu Siebert behaupten möchte, der unter den Epithelzellen der Mantelnaht eine deutliche Basalmembran beschreibt. List bemerkte am Mantel von *Mytilus* ebenfalls eine Basalmembran, »die aber hier nichts andres ist, als die äußerste Grenzschicht der Intercellularsubstanz. der direkt das Epithel aufsitzt«.

Die ersten Untersuchungen über die Grenzmembranen bei Najaden verdanken wir, wie schon gesagt. Kollmann, der erkannt hat, daß diese durch Verdichtung und allmähliche Anlagerung des Bindegewebes ihren Ursprung nehmen und keinerlei Struktur erkennen lassen. Er findet in diesen Schichten feine Streifen. die nichts mit Zellenausläufern gemein haben, sondern nur der Ausdruck für eine weitere schichtenweise Anlagerung von Intercellularsubstanz sind. Nach meiner Ansicht kann hier jedoch eine Verwechslung mit elastischen Fasern vorliegen, die in ungefärbtem Gewebe stark lichtbrechend erscheinen und leicht ein solches Aussehen annehmen können. Wir finden demnach auch in der Grenzmembran unter der Körperoberfläche ebenso wie am Darm ein wohlausgebildetes elastisches Fasernetz. Dagegen kommt Schiemenz, der sich die Bedeutung der Grenzmembranen klar zu machen sucht zu dem Schluß, daß diese nicht sehr elastish gedacht werden können, »denn durch diese Eigenschaft würde ihr Nutzen für die Tätigkeit der sich an sie ansetzenden Muskeln erheblich herabgemindert werden«. Da er diese Schlußfolgerung durch histologische Untersuchungen nicht bewiesen hat, können wir kurz über diese Bemerkung hinweggehen, da wir zu entgegengesetzten Resultaten gelangt sind.

Ferner sitzen auch die Leberschläuche einer hyalinen bindegewebigen Schicht auf, die unterhalb der weiteren Gänge eine etwas stär-

kere Ausbildung erfährt, aber doch relativ fein bleibt. Unterhalb des Keimepithels und des Nierenepithels findet sich keine bindegewebige Grenzschicht, diese sind nur durch eine Lage lacunären Gewebes von der eigentlichen Blutbahn abgeschlossen, so daß eine direkte Umspülung mit Blut nicht stattfindet. Bei Larven und Muskeln findet sich ebenfalls eine bindegewebige Umhüllung, die wir speziell für die Muskulatur im nächsten Abschnitte noch etwas eingehender betrachten wollen.

D. Perimysium.

Betrachtet man einen Querschnitt durch ein Muskelbündel, so erkennt man nach Mallory-Färbung leicht, daß jede einzelne Muskelfaser von einer dünnen bindegewebigen Hülle umgeben ist. Diesen bindegewebigen Überzug konnte Flemming nicht einwandfrei nachweisen; auf seinen Präparaten schienen sich Muskeln von der Gefäßwand loszulösen und frei durch die Blutbahn zu verlaufen; jedoch wagt er nicht definitiv zu entscheiden, ob diese Muskelfasern nun nackt in der Blutbahn liegen, oder ob sie nicht doch noch von einer feinen Fortsetzung des Bindegewebes überzogen werden. Dagegen schreibt schon Semper der Muskulatur ein deutliches Sarcolemma zu, in dem er besonders leicht auf Querschnitten häufig Kerne angetroffen hat; die einzelnen Muskelbündel werden wiederum durch mehr oder minder stark entwickeltes Bindegewebe voneinander getrennt.

Hieran möchte ich gleich anschließen, daß Semper einen Fehler darin begangen hat, daß er diese Hüllen als Sarcolemma bezeichnet, während in Wirklichkeit diese Hüllen nicht als Sarcolemma angesprochen werden dürfen, sonder sie sind vielmehr kernhaltige bindegewebige Überzüge, die aus dem Bindegewebe entstehen und von denen sich nachweisen läßt, daß sie kontinuierlich in das Bindegewebe der lacunären Blutbahn übergehen. Es versteht also Semper unter Sarcolemm eine bindegewebige, aus platten, kernhaltigen Zellen gebildete Hülle um die Muskelfaser, während man heute unter diesem Begriff eine strukturlose, der Muskelzelle selbst angehörige Membran versteht. Wir haben in diesem Sarcolemm von Semper ein typisches Perimysium vor uns.

Kollmann kommt in dieser Hinsicht schon etwas weiter. Er beschreibt im Innern der Muskeln und Nerven als Kittsubstanz auftretendes Gallertgewebe. Nach seiner Abbildung 9 scheint es sehr wahrscheinlich, daß er das Perimysium erkannt hat; in dieser Kittsubstanz findet er Spindelzellen, von denen er zwar keine scharfe Abbildung gegeben hat, jedoch müssen ihm die Kerne des Perimysiums vorgelegen haben.

Diese Verhältnisse wurden nun später klar von Grobben erkannt, der am Bulbus arteriosus von *Cytherea chione* die Muskelfasern eingehender untersucht hat; er kommt zu dem Ergebnis, »daß die Muskelfasern in einer Bindesubstanz eingebettet liegen, die somit Hüllen um die Muskeln bildet«. Dieses Bindegewebe erscheint zuweilen homogen, mitunter lassen sich auch Fibrillen in ihm nachweisen, die keine Muskelfibrillen sein können, außerdem liegen noch in diesem Bindegewebe Kerne, die meist von einem kleinen Plasmahof umgeben sind; durch ihre Form und Größe unterscheiden sie sich leicht von den Muskelkernen. Dasselbe Verhalten findet Grobben bei *Venus verrucosa*. Auch hier sind die Muskelfasern von einer bindegewebigen Hülle umgeben, die allerdings spärlicher ausgebildet ist, als bei *Cytherea*. Die einzelnen Hüllen wiederum sind durch bindegewebige Verbindungsstücke in verschiedener Ausdehnung miteinander verbunden. Nach den zugehörigen Abbildungen kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß Grobben diese Verhältnisse richtig erkannt hat, und daß er genau zwischen Muskulatur und Bindegewebe zu unterscheiden wußte. List stellt bei Mytiliden die Tatsache fest, daß die Muskelfasern von bindegewebigen Hüllen umgeben sind (vgl. Taf. VIII, Fig. 15/16).

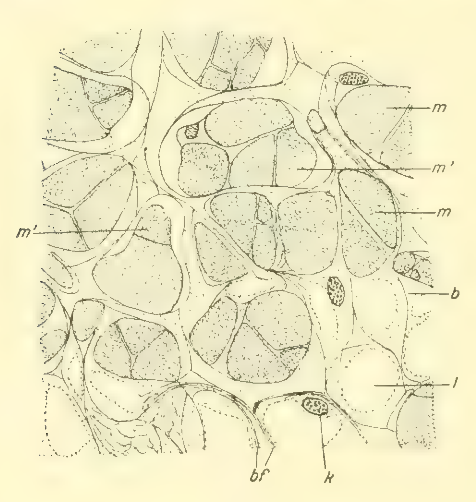


Fig. 32.
Quergeschnittenes Muskelbündel. *b*, Bindegewebe; *bf*, Bindegewebefibrillen; *k*, Kern; *m*, *m'*, Muskelfasern. Vergr. 840.

Ganz dieselben Verhältnisse finden sich nun auch in bezug auf das Perimysium bei *Anodonta*. Fig. 32 stellt einen Querschnitt durch ein Muskelbündel dar. Man erkennt leicht, daß die einzelnen Muskelfasern (*m*) durch mehr oder weniger dicke, bindegewebige Lagen voneinander getrennt sind (*b*). Einige Muskelfasern (*m'*) sind durch die Konservierung etwas geschrumpft und haben sich von dem Perimysium zurückgezogen. Im Perimysium selbst sind überall Bindegewebsfibrillen (*bf*) zu erkennen, die von der Hülle einer Faser nach einer zweiten hinüberziehen können. Ferner sind noch einige Bindegewebskerne wahrzunehmen (*k*), während Muskelkerne hier nicht angetroffen wur-

den. An den Stellen, an denen das verbindende Bindegewebe stärker auftritt, sind auch einzelne Lacunen (*l*) vorhanden. Betrachten wir nunmehr einen Längsschnitt durch eine Faser, so sehen wir an ihr entlang laufend eine hellere Schicht, das Perimysium (*pe*, Fig. 33). Von der Muskelfaser (*m*) sind zur Orientierung nur einige anliegende Fibrillen bezeichnet. Man hätte sich also die Faser noch weiter nach links ausgedehnt zu denken. An Stellen, an denen der Kern (*k*) im Perimysium gelegen ist, verbreitet sich dieses allmählich, um den Kern in sich einzuschließen; in den meisten Fällen ist das Perimysium jedoch ziemlich fein, was an der Zeichnung oben und unten zum Ausdrucke kommt. Die Kerne des Perimysiums haben meist eine ovale Gestalt, können sich aber auch mehr in die Länge strecken. Von den Muskelkernen sind sie verschieden durch ihre Form und den Gehalt an Chromatin. Die Kerne der Muskeln haben eine mehr längliche Form und enthalten neben ein oder zwei Nucleolen ein oder mehrere Chromatinbrocken, die Perimysiumkerne hingegen sind meist dicht mit Chromatin angefüllt, daneben lassen sich mitunter ein Nucleolus und einige weniger größere Chromatinkomplexe erkennen (Fig. 33, *k*).

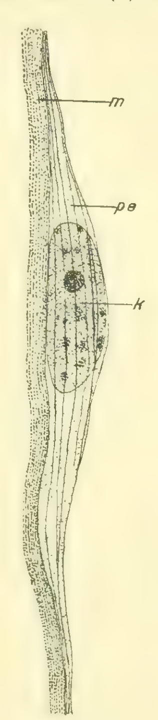


Fig. 33.
Perimysium (*pe*). *k*, Perimysiumkern; *m*, Muskelfaser. Vergr. 1400.

Im Perimysium entlang laufend finden sich stets bindegewebige Fasern, die meist dem Verlaufe der Muskelfibrillen folgen (Fig. 33), sich jedoch auch von einer Faser mehr entfernen und zu einer benachbarten hinüberziehen, oder aber mehrere Fasern überbrücken und sich erst in einiger Entfernung wieder der Hauptrichtung angliedern. Auf größeren Muskeln, deren einzelne Fasern dicht zusammenliegen, ist es schwer, ein Perimysium nachzuweisen, ja zuweilen ganz unmöglich, da dieses einmal sehr fein ausgebildet sein kann, dann aber auch durch die darunterliegenden, stark gefärbten Muskelfasern vollständig verdeckt werden kann. Aus eben diesen Gründen läßt sich in Fig. 34 auf dem, hier etwas schematisch gezeichneten Muskel (m_2) kein solches erkennen; trotzdem aber müssen wir ein solches auch hier annehmen. Von dem unteren Muskel (m_1) erstreckt sich ein breites, bindegewebiges Band, das auch noch an einer zweiten Stelle mit diesem Muskel verbun-

den ist, zuerst durch eine Lacune, die sich immer zwischen größeren Muskeln vorfinden (vgl. Fig. 32, *l*). Sodann streicht diese Schicht quer über einen größeren Muskel (m_2) hinweg und setzt oben an das in der Figur nicht mitgezeichnete Nierenepithel an. Dieses bindegewebige Band ist wegen seiner stärkeren Ausbildung auf dem darunterliegenden Muskel (m_2) zu erkennen. Nun aber zweigt sich an der linken Seite ein schmaleres Band ab, das sich auf den Muskel (m_2) verteilt und mit dem Perimysium des Muskels in Verbindung tritt. Eine Strecke weit ist dieses auf dem Muskel noch zu verfolgen (*pe*); in ihm lassen sich auch noch Fibrillen erkennen, die sich aber bald verlieren oder nicht mehr von Muskelfibrillen unterschieden werden können.

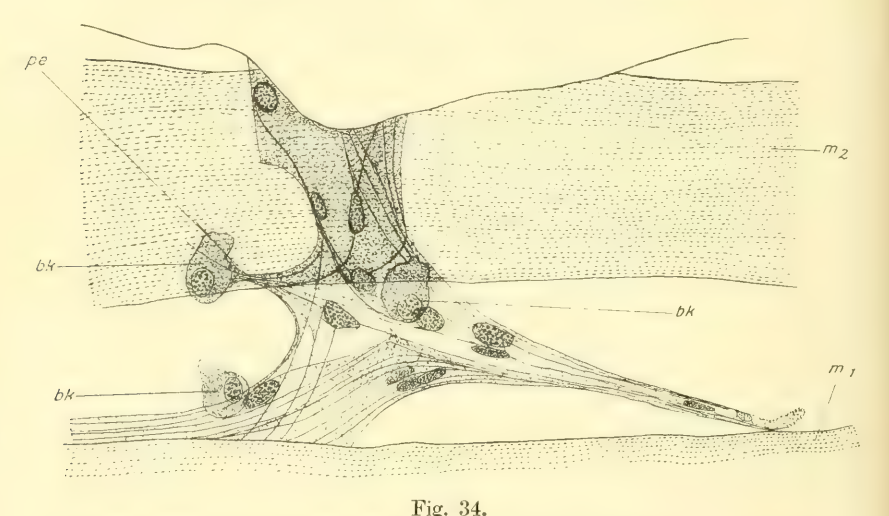


Fig. 34.
Lacunäres Bindegewebe. *bk*, Blutkörperchen; m_1, m_2, Muskeln (schematisch). Vergr. 504.

Über das Bindegewebe selbst ist wenig zu sagen, diese Verhältnisse haben wir eingehender bei Behandlung des Bindegewebes der Niere besprochen. Wir finden auch hier in einer sehr durchsichtigen Grundsubstanz überall Bindegewebskerne von typischer, ovaler oder auch etwas länglicher Form stark mit Chromatin angefüllt, eingestreut. Dicht auf oder unter diesem Bindegewebe erkennt man einige Blutkörperchen (Fig. 34, *bk*); auf dem ersten Blick scheinen sie in dem Bindegewebe selbst zu liegen und wären dann als Zellen des Bindegewebes aufzufassen; nähere Untersuchung zeigte aber, daß sie direkt über oder unter dem eigentlichen Bindegewebe liegen und als Blutkörperchen angesprochen werden müssen. Es erklärt dieser Fall auch einen häufig beim Studium dieses Gewebes begangenen Fehler, daß

Blutkörperchen dem Bindegewebe zugerechnet wurden und meist als concrement- oder pigmentführende Zellen beschrieben wurden. Wir haben eben erkannt, daß das Perimysium kontinuierlich in das lacunäre Bindegewebe übergeht. Dieses wollen wir nun noch etwas näher betrachten.

Fig. 35 stellt ebenfalls mehrere Muskelfasern mit dem zugehörigen Perimysium dar. An der rechten Seite sehen wir die bindegewebige Hülle des Muskels sich mehr und mehr verbreitern und dann in einen Strang übergehen, von dem allerdings nur noch ein kurzes Stück gezeichnet ist. Man erkennt aber hier ganz deutlich, daß ein kontinuierlicher Übergang besteht. Noch besser zeigt Fig. 36 diese Verhältnisse; es sind zu beiden Seiten des Bindegewebes, also oben und unten in der Zeichnung die Muskelfasern zu ergänzen, die hier, weil nicht wesentlich, fortgelassen sind. Dagegen ist in beiden Fällen das Perimysium mitgezeichnet, und unten in der Figur noch eine Strecke weit allein zu erkennen (*pe*). Wir haben hier einen bindegewebigen Strang vor uns, der zwei entfernter liegende Muskeln miteinander in Verbindung bringt. Das Bindegewebe ist ein typisch lacunäres Gewebe, es besteht aus soliden Strängen oder Balken, zwischen denen (*l*) die Blutflüssigksit zirkuliert. Die Fibrillen sind an einigen Stellen mehr bündelweise angeordnet (*bf*), an andern Stellen liegen sie mehr vereinzelt, oder durchkreuzen und verflechten sich nach allen Richtungen. Links in der Figur finden sich schöne Verklebungen von Fibrillen, die an der Verklebungsstelle kleine Körnchen erkennen lassen (*pls*). Ein gleiches oder noch deutlicheres Bild der Verklebung zeigt Fig. 35. Auf diese Verhältnisse wollen wir hier aber nicht weiter eingehen, darauf kommen wir im folgenden Abschnitt nochmals zurück.

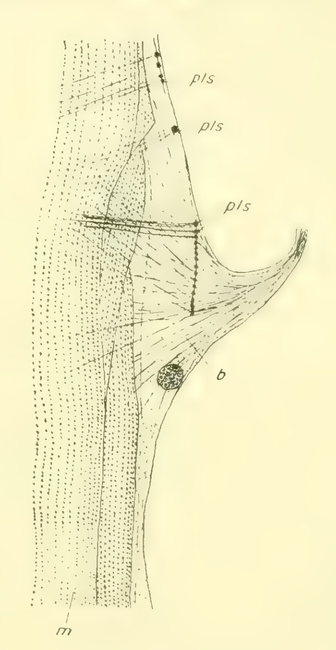


Fig. 35.
Übergang von Perimysium in lakunäres Bindegewebe (*b*); *m*, Muskel (schematisch); *pls*, Plastosomen an Verklebungspunkten von bindegewebigen Fibrillen. Vergr. 672.

Was wir hier vorläufig sehen wollen, ist, daß das Perimysium ohne weitere Abgrenzung in das lacunäre Bindegewebe übergeht, oder, wie

wir mit Flemming sagen können, daß auf den Muskeln ein feiner Belag der Gefäßwand zu erkennen ist. In Fig. 35 ist ebenso wie in Fig. 34 ein Perimysium auf dem Muskel nicht zu sehen. Daß aber trotzdem ein solches vorhanden sein muß, zeigt der Verlauf der Fibrillen, die sich von der sichtbaren bindegewebigen Schicht der rechten Seite quer über den Muskel hinziehen, auf dem sie noch eine Zeitlang verfolgt werden können (Fig. 35). Das zwischen diesen Fibrillen liegende Bindegewebe ist wegen dessen Durchsichtigkeit nicht zu erkennen, man ist aber durch den Verlauf der Fibrillen gezwungen, ein solches anzunehmen. Wir hätten demnach hier eine Schicht Bindegewebe, die an einer zweiten Schicht ansitzt, und zwar ist die Anheftungslinie durch die Ansatzstellen der Fibrillen (*pls*) kenntlich gemacht.

Wir haben bisher nur über die Anordnung dieser Perimysiumfibrillen gesagt, daß sie entweder parallel zu den Muskelfibrillen verlaufen oder sich quer über mehrere Muskelfasern erstrecken können. Ein weiteres Verhalten beruht nun darin, daß diese Fibrillen häufig mit andern in Verbindung treten und so auf den Muskeln innerhalb des Perimysiums ein dichtes Maschenwerk bilden, das allerdings meist nur schwer in größeren Flächen zu erkennen ist und das auch häufig durch die Muskulatur verdeckt wird. Dagegen sieht man an Schnitten, die gerade das Perimysium von den darunter oder darüber liegenden Muskelfasern abgetrennt haben, dieses Netzwerk häufiger; an größeren längsgeschnittenen Muskelbündeln werden sich immer einige Stellen finden lassen, an denen diese Verhältnisse wenigstens auf kleineren Flächen konstatiert werden können. Bisweilen aber greift diese Maschenbildung auch auf das an einzelnen Stellen stärker ausgebildete Perimysium mit angrenzendem Bindegewebe über, und dann liegen diese Verhältnisse klar zutage. In Fig. 36 ist oben im Bindegewebe oder vielleicht auch im Perimysium (*pe*) dieses Netzwerk deutlich zu erkennen. Man sieht, daß die einzelnen Maschen sich polygonal gegeneinander abgrenzen, die Fibrillen erscheinen gegenüber denjenigen des Bindegewebes entschieden stärker entwickelt und mehr aus Körnchenreihen zu bestehen. Von hier aus setzt sich nun dieses Maschenwerk über den ganzen Muskel fort, ihn also förmlich mit einem dichten Netzwerke umgebend. Es erinnert dieses Verhalten einigermaßen an das interstitielle Bindegewebe der glatten Muskelfasern bie Wirbeltieren. Darüber findet sich bei Haidenhain folgende Angabe: »Man unterscheidet röhrige Längsmembranellen, welche hülsenartig die Faserzellen einscheiden, und Quermembranellen, welche mit den ersteren an den Berührungsstellen verschmelzen. Sind die Interstitien auf ein Minimum beschränkt, so

scheinen die Längsmembranellen den Nachbarzellen gemeinsam zu sein. Werden hingegen die Interstitien ein wenig breiter, so sind die Längsmembranellen gespalten und zwischen ihnen kommen die Quermembranellen zum Vorschein« (man vergleiche dazu, das beigegebene Schema, Bd. 2, Fig. 281).

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen waren wir auch oben bei *Anodonta* gelangt; wir haben gesehen, daß jede einzelne Muskelfaser von einer bindegewebigen Hülle umgeben ist, dem Perimysium (Fig. 33), ferner daß diese Hüllen durch Querbrücken mit einander in Verbindung stehen (Fig. 36, oben) und auch, daß die Querbrücken mit den Längsmembra-

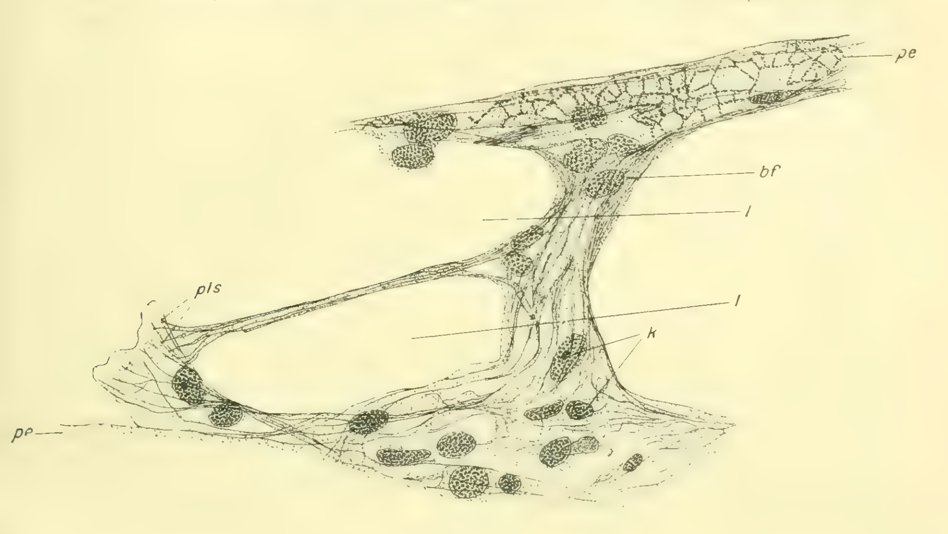


Fig. 36.
Wie Fig. 35. *bf*, Bindegewebsfibrillen; *k*, Kanal; *l*, Lacunen; *pe*, Perimysium; *pls*, Plastosomen. Vergr. 504.

nellen an den Berührungsstellen verschmelzen, was an der Verschmelzung der Fibrillen erkannt wurde (Fig. 35). Eine weitere Übereinstimmung liegt nun noch darin, daß wir auch hier im Perimysium elastische Fasern vorfinden, die dicht nebeneinander verlaufen und von Zeit zu Zeit zu verschmelzen scheinen. Nach WEIGERTS Färbung erkennt man, daß die einzelnen Muskelfasern von zwei dunklen Linien eingefaßt werden, das ist eben der Ausdruck für die im Perimysium dicht gedrängt verlaufenden elastischen Fasern. Ein gleiches Verhalten konnte ich an Präparaten von *Helix*, die im hiesigen Institut angefertigt wurden, konstatieren. Ob nun auch in den Quermembranellen elastische Fäserchen verlaufen, lasse ich dahingestellt; feststellen konnte ich

keine, doch können wir auch hier mit Sicherheit solche annehmen, da sich die Querbrücken sonst in allen Punkten genau so verhalten wie die Längsmembranellen.

In den letzten Jahren sind einige Arbeiten von O. Schultze erschienen, über einen direkten Übergang von Muskelfibrillen in Sehnenfibrillen. Durch Untersuchungen an *Hippocampus*, *Amphioxus*, und an Amphibienlarven gelangte er zu der Überzeugung, daß beim Übergang eines Muskels und einer Sehne »sämtliche Fasern des Sehnenbündels die direkten Fortsetzungen der Muskelsäulchen waren«; die Myofibrillen durchbohren am Ende der Muskelfasern das Sarcolemm und gehen kontinuierlich in Sehnenfibrillen über; indem die Myofibrillen mehr und mehr ihre histologische Struktur ändern, werden sie zu Sehnenfibrillen. Diese Ergebnisse wurden von mehreren Autoren bestätigt, von andrer Seite aber angegriffen.

Neuerdings ist nun eine Arbeit von Péterfi erschienen, der diese Verhältnisse beim Frosch, bei Amphibienlarven und der Maus untersucht hat; er kommt nun zu Resultaten, die den Schultzeschen Ergebnissen direkt widersprechen. Präparate, die mit typischer Bindegewebsfärbung behandelt waren (Mallory), zeigten, daß das Ende der Muskelfaser von einem Sarcolemma begrenzt wird, das ebenso gefärbt erscheint, wie die bindegewebigen »Fädchen« und daß aus diesem Sarcolemma bindegewebige Fibrillen entstehen, welche sich am Ende der Muskelfaser in ein Sehnenbündel fortsetzen. In den meisten Fällen konnte Péterfi feststellen, daß die Sehnenfibrillen aus dem Sarcolemma entspringen und nicht aus der Muskelfaser heraus. Einige Präparate schienen auf den ersten Anblick hin für die Kontinuität der Fibrillen zu sprechen; jedoch zeigte sich bei verschiedener Einstellung, daß die Sehnenfibrillen oberhalb oder unterhalb der Muskelfibrillen hinliefen, sich also nicht in dieselben fortsetzen, wie dies bei medianer Einstellung der Fall zu sein schien. Nun sind aber auch zwischen den einzelnen Muskelfibrillen noch Fortsetzungen der Sehnenfibrillen zu erkennen, die sogenannten intercolumnären Fibrillen, die mehr oder weniger weit zwischen den Muskelsäulen eindringen und leicht eine Kontinuität der Muskelsehnenfibrillen als wahrscheinlich vortäuschen können. Aber durch genauere Untersuchungen erkannte Péterfi dann mit Sicherheit, daß diese intercolumnären Fibrillen, wenn sie nicht in die Ebene projizierte höher oder tiefer liegende Sehnenfibrillen sind, nur als Einstülpungen des Sarcolemmas zwischen die Muskelsäulen aufzufassen sind. Dem Sarcolemma liegt ein dichtes Bindegewebsnetz an, »so daß man wohl die Behauptung aufstellen kann, daß das, was wir an den Präparaten als Sarcolemm bezeichnen, eigentlich in den meisten Fällen nichts andres ist, als ein Durchschnitt dieses dichten Bindegewebsnetzes«, das mit dem Sarcolemm sehr innig zusammenhängt. Péterfi läßt das Sarcolemm sich aus zwei Schichten zusammensetzen: aus einer homogenen, hyalinen Membran »die eventuell einer Zellhaut oder einer Basalmembran entspricht«, und eben jenem bindegewebigen Netze, dem Perimysium. In der hyalinen Schicht sind nun ebenfalls Fibrillen zu erkennen, die sich an den Seiten der Muskelfasern in Perimysiumfasern, — aus denen sie vielleicht entstanden sind, — an den Enden der Muskelfasern sich in Sehnenfibrillen fortsetzen. Bei *Anodonta* finden sich nun ganz ähnliche Verhältnisse, in dem auch hier, wie wir gesehen haben, jede Muskelfaser von einem bindegewebigen Perimysium umhüllt ist, das sich über die Enden der Muskelfasern hinaus in die bindegewebige Grenzschicht

unterhalb der Körperepithelien fortsetzt. Die Muskelfasern selbst treten mit dem Epithel nicht in direkte Verbindung — abgesehen von den Haftepithelien; hier haben wir ganz besondere Verhältnisse, die von BRÜCK beschrieben wurden.

E. Die Fibrillenentstehung.

Bei genauerer Untersuchung der allgemein im Bindegewebe verstreuten Fibrillen zeigte sich die Tatsache, daß die meist gebräuchlichen Farbstoffe wenig oder gar nicht zum Studium geeignet waren; Eisenhämatoxylin gibt keine klaren Bilder, da es einmal nicht gleichmäßig ausdifferenziert, dann aber verkleben zum Teil bei dieser Behandlung die näher aneinandergelegenen Fibrillen oder sie werden in einzelnen Partieen übermäßig verdickt und zeigen so einen nicht mehr normalen Durchmesser. Säurefuchsin und Eosin färben zwar die Fibrillen gut und klar, aber in feinerem Zustande lassen sich dieselben nach dieser Behandlung, besonders auf dunklem Untergrunde, nicht mehr erkennen. In dieser Hinsicht hat sich besonders die von BENDA angegebene Färbung im Anschluß an die besondere Konservierung als sehr geeignet erwiesen, so daß selbst die feinsten Fibrillen, wie die des Perimysiums auf den Muskelfasern, meist noch sichtbar waren. Außerdem gewährt diese Methode noch den Vorzug, daß nach ihr die Plastosomen mitgefärbt werden, die sich nur nach Osmiumkonservierung erhalten lassen, während Sublimatgemisch diese Gebilde auflöst. Diese, von BENDA zuerst angegebene, von MEVES und DUESBERG weiter ausgebildete Färbung läßt in dem hellbraun gefärbten Plasma die dunkelvioletten, fast schwarzen Fibrillen deutlich erkennen; das war auch der Grund, daß viele meiner Zeichnungen nach derartig behandelten Präparaten dargestellt wurden.

Die Plastosomen nun werden bei jüngeren Tieren vielfach als kleine Körnchen aufgefunden, daneben können aber auch noch kurze Stäbchen vorkommen. Sie sind in der Zahl meist gering und werden vorzugsweise in der Nähe der Kerne angetroffen. In der Typhlosolis finden sie sich häufiger, was aber leicht daher zu erklären ist, daß hier noch eine ziemliche Anzahl embryonaler Zellen anzutreffen ist, die sich im Stadium der Umwandlung, der Fibrillenbildung, befinden. Die Fibrillenbildung scheint, so weit festgestellt werden konnte, in der Weise vor sich zu gehen, daß die einzelnen Plastosomen sich reihenweise anordnen; sich dann verlängern und durch feine, dünne Ausläufer miteinander in Verbindung treten. Dies führt zu vollkommen homogenen Fibrillen. Im ersten Stadium besteht die Fibrille aus äußerst feinen Fäden, die eben an der Grenze der Sichtbarkeit liegen und die

in regelmäßigen Abständen kleine körnchenartige Verdickungen aufweisen, eben die Plastosomen (Fig. 37). Durch weiteres Auswachsen verschwinden die Körnchen allmählich. Indem diese an Ausdehnung abnehmen, nehmen die Fibrillen nach und nach an Umfang zu, so daß diese später gleichmäßig dick erscheinen (Fig. 38). In embryonalen Zellen finden sich, wie schon oben erwähnt, eine größere Anzahl von meist kleinen Plastosomen, doch können diese, allerdings sehr selten,



Fig. 37.

Plastosomen im Bindegewebe. *pls*, dieselben in Reihen angeordnet zur Fibrillenbildung. Vergr. 1400.

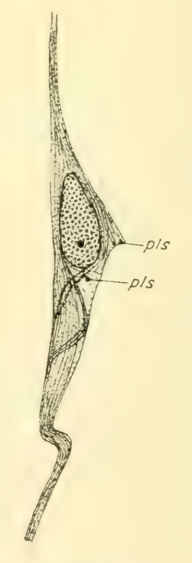


Fig. 38.

Bindegewebszelle nach erfolgter Fibrillenbildung. Plastosomen (*pls*) nur noch vereinzelt. Vergr. 840.

auch eine ziemliche Größe erreichen (Fig. 37, *pls*), die hier noch unverbunden nebeneinander liegen, aber sich schon etwas in die Länge gestreckt haben. In fertig ausgebildeten Zellen sind neben den Fibrillen nur noch vereinzelte Plastosomen aufzufinden (Fig. 38, *pls*), da die

Mehrzahl derselben zur Bildung der Fibrillen aufgebraucht wird. In der Typhlosolis finden sich die Plastosomen außer in der Nähe der Kerne auch noch in den Ausläufern der embryonalen Zellen; im Anfang erscheinen sie zum Teil etwas geknickt, später strecken sie sich mehr und mehr und sind mitunter sehr weit in den Ausläufern zu verfolgen. Diese letzten Angaben müssen jedoch nur mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden, da in der Typhlosolis die eigentlichen Zellgrenzen nach dieser Behandlung nicht sichtbar sind. Ein Vergleich mit ähnlichen, nach andrer Methode gefärbten Präparaten und die Anlage der Fibrillen meist in der Nähe der Kerne lassen eine solche Behauptung dennoch gerechtfertigt erscheinen.

Für das lacunäre Gewebe zeigt Fig. 38 wohl zur Genüge, daß die Fibrillen innerhalb der Zellen entstehen; der Kern bleibt in einer unveränderten Plasmaschicht liegen, in der nur noch vereinzelte Plastosomen zu erkennen sind. Sonst finden sich die Plastosomen im ausgebildeten Gewebe noch etwas häufiger an solchen Stellen, an denen die Fibrillen miteinander in Verbindung treten; die Körnchen scheinen die Fibrillen miteinander zu verkleben, worauf wir schon weiter oben aufmerksam geworden sind (Fig. 35/36, *pls*). Zu dem gleichen Resultat über die Fibrillenbildung innerhalb der embryonalen Sehne kommt MEVES: »Was nun die Deutung der beschriebenen Bilder anlangt, so bleibt meiner Meinung nach nichts andres übrig, als anzunehmen, daß die Bindegewebsfibrillen aus Chondriokonten hervorgehen«. Somit können wir auch bei *Anodonta* für die Bindegewebsfibrillen eine plastosomatische Entstehungsweise annehmen, eine Entstehungsweise, die auch BRÜCK für die Muskelfibrillen bei demselben Tier feststellen konnte und die für die Muskelfibrillen allgemein schon seit einiger Zeit bei den verschiedensten Tierformen konstatiert worden ist.

IV. Histologie der Gefäßbahnen.

A. Arterien.

Über die Histologie der Gefäßbahnen ist hier nur noch wenig zu sagen. Bei Behandlung des lacunären Bindegewebes mußten wir schon genauer auf die Frage nach einem Endothel in den Übergangsbahnen eingehen. Wir haben damals festgestellt, daß im Körper der *Anodonta* die von verschiedenen Autoren als Kapillaren beschriebenen Gefäße entweder als bloße Lücken im Gewebe aufzufassen sind, oder aber nur als feinere Verzweigungen der Arterien angesehen werden dürfen. Es bleiben uns daher nur noch die zu- und abführenden Gefäße zu betrachten übrig. Die zuführenden Gefäße, Arterien, lassen sich überall

im Gewebe leicht nach MALLORY-Färbung erkennen. Einen Schnitt durch eine größere Arterie zeigt Fig. 39. Wir sehen, daß die Bindesubstanzen an diesen Gefäßen etwas stärker entwickelt sind und eine radiäre Struktur aufweisen. Dasselbe Verhalten ist auch an Fig. 25 zu erkennen. Die Strahlen stehen stets senkrecht zur Wand der Arterie und lassen sich nach Innen zu meist bis zu den Ansatzstellen der LANGERschen Blasen (*lb*) erkennen, zwischen denen sie sich allmählich verlieren.

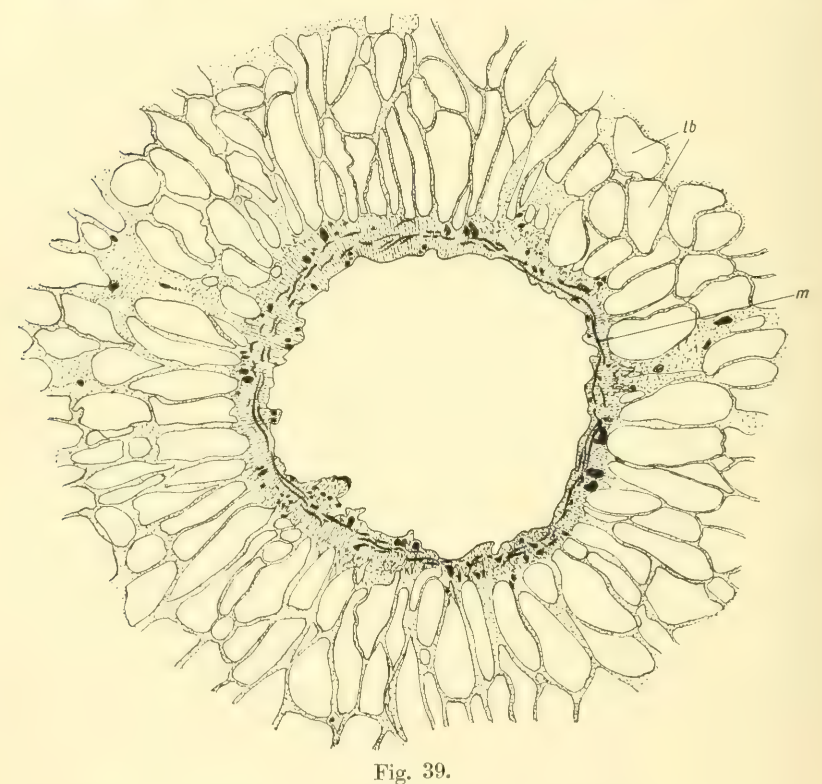


Fig. 39.
Querschnitt durch eine Arterie. *lb*, LANGERsche Blasen; *m*, Muskelfasern. Vergr. 145½.

In diesem Bindegewebe sind nun, je nach der Größe des Gefäßes, eine Anzahl von dünnen Muskelfasern zu erkennen (Fig. 25, 39, *m*). Diese zeigen auf Querschnitten eine ringförmig um das Lumen verlaufende Anordnung, doch sieht man an schräg und längsgetroffenen Gefäßen leicht, daß man neben dieser Ringmuskulatur auch längs- und querverlaufende Fasern annehmen muß. Auch diese Muskelfasern zeigen ein deutliches Perimysium, das sich ebenfalls nach Resorzinfärbung dunkel färbt, also elastisch ist.

BERGH kam bei der Untersuchung der Arterien von *Helix* in Bezug auf das Vorhandensein von Elastin zu dem Ergebnis, daß dieses bei den Schnecken vollkommen fehlt, jedoch schon bei Behandlung des Perimysiums habe ich darauf hingewiesen, daß auch bei den Schnecken die bindegewebige Muskelhülle elastisch ist, wie das an Präparaten von Helix zu erkennen war. Aus einer weiteren Tatsache können wir aber schließen, daß auch bei der Muskulatur der Arterien von *Helix* das elastische Fasernetz nicht fehlt. BERGH sagt: »Zwischen den Muskelfasern sieht man in dem abgebildeten Schnitt die reichliche, durch Säurefuchsin rotgefärbte Grundsubstanz des Bindegewebes . . . Diese Grundsubstanz zeigt sich oft als wellenförmig gebogene Häutchen, die im Schnitt eine gewisse Ähnlichkeit mit Bindegewebsbündeln darbieten«. Er vermag sich diese Bilder nicht zu erklären. Ganz gleiche Bilder finden sich nun auch bei *Anodonta*, zwar nicht an den Arterien, da hier im Vergleich zu *Helix* die Muskulatur sehr spärlich ausgebildet ist, jedoch lassen sich auf kontrahierten Muskeln des Fußes und Mantels ebenfalls solche Wellen erkennen. Da zeigt nun die Untersuchung, daß es das Perimysium ist, das beim kontrahierten Muskel sich wegen seiner Elastizität ganz gleich den BERGHschen Abbildungen in Falten legt.

Die Muskelfasern nehmen von den großen zu den kleinen Arterien hin immer mehr und mehr ab, bis schließlich auf Querschnitten durch ganz feine Verzweigungen nur noch wenige Muskelfasern zu erkennen sind. Über die Anordnung des Bindegewebes an den Arterien ist noch eine Angabe von PEKELHARING anzuführen, der bei der Untersuchung der Auster zu ganz denselben Ergebnissen kommt, zu denen wir bei *Anodonta* gelangt sind. »Les grandes vaisseaux sanguins, situés dans le tissu conjonctif, sont entourés d'une couche assez épaisse de tissu fibreux, pauvre en cellules. De cette couche sortent comme des rayons, des faisceaux de fibrilles, qui se perdent entre les cellules vésiculeuses«.

In bezug auf die Frage nach einem Endothel innerhalb dieser Arterien sind nur zwei Arbeiten zu erwähnen, eine von EBERTH über Lamellibranchiaten, die zweite von BERGH über Mollusken, speziell Pulmonaten. Außerdem ist noch eine Angabe von LANGER anzuführen, der innerhalb der Arterien zweierlei Fasern unterschieden hat; die feinen Fasern, die unregelmäßig der Länge nach verlaufen, faßt er als Faltungen der Wandung auf; ein zweites Fasersystem, das erst durch Zusatz von verdünnter Salpetersäure deutlicher wird, rechnet LANGER dem contractilen Gewebe zu. Eine epitheliale Auskleidung konnte er nicht konstatieren. EBERTH hatte nach Silberinjektionen ein Mosaik von Feldern nachgewiesen, deren Beschreibung mit meinen Resultaten

übereinstimmt. Schneidet man nach Silbernitratinjektion eine mittlere Arterie auf, so sieht man überall durch Silber kenntlich gemachte Kittlinien der einzelnen Zellen. Diese Kittlinien zeigen von Zeit zu Zeit knotige Anschwellungen, die EBERTH als Niederschläge in intracelluläre Lücken oder als Anschwellungen der Grundsubstanz erklärt. Die Felder zeigen eine längliche Gestalt und gleichen in ihrem Aussehen denen, die EBERTH von *Helix* abgebildet hat (Taf. VI, Fig. 1). Neben diesen großen Feldern kommen aber noch kleinere vor, die sich zwischen die großen einschieben. Die Wandungen sind unregelmäßig und greifen durch viele Knickungen ineinander. In den größeren Feldern nun konnte EBERTH rundliche oder ovale Kerne nachweisen, dagegen scheinen sie in den kleinen Feldern zu fehlen; nach ihm sollen die letzteren abgeschnürte Zellteile der großen Felder darstellen. Ich konnte an meinen Präparaten ein Vorhandensein von Kernen nicht feststellen, und ich glaube auch mit einiger Sicherheit behaupten zu dürfen, daß Kerne nicht vorkommen; sonst hätten sich auch auf Querschnitten wenigstens einige auffinden lassen müssen.

BERGH untersuchte die Endothelien bei *Helix* und gibt von diesen Verhältnissen ebenfalls einige Abbildungen. Ganz ähnliche Bilder finden sich nun bei *Anodonta*. In der vorderen Aorta findet sich wie Fig. 5 zeigt, ein sich nach allen Richtungen durchkreuzendes Fasernetz, das mitunter große schwarze Flecken in sich erkennen läßt. In kleineren Arterien wird diese Felderung regelmäßiger, ähnlich Fig. 6. Die meisten »Zellen« zeigen eine Hauptverlaufsrichtung, die von wenigen in querer Richtung verlaufenden unterbrochen wird. An einzelnen Stellen läßt sich dann auch erkennen, daß diese Kittlinien nicht immer auf die Oberfläche der Arterienwand beschränkt bleiben, sondern daß sie zeitweise in die Tiefe sinken, und sich in dem darunterliegenden Gewebe allmählich verlieren. Kerne waren nirgends nachzuweisen. Zu demselben Ergebnis gelangte BERGH, auch er konnte in den großen Arterien kein Endothel und auch keine Kerne feststellen; in den kleineren Arterien werden die Felder immer regelmäßiger, so daß BERGH denselben ein wirkliches Endothel zuschreibt, dessen Zellen in vielfach gezackten Linien aneinandergrenzen. »Die Verhältnisse sind in der Weise zu deuten, daß dieselbe Schicht in dem Herzen und in den größeren Arterien aus echten, langgestreckten, verzweigten Muskelzellen besteht (welche untereinander in mannigfacher Weise verfilzt sind und sich oft gegenseitig decken, so daß kein Pflaster zustande kommt), in den kleinen Arterien dagegen aus kurzen, zackigen Zellen sich zusammensetzt, welche ein echtes Pflaster bilden und demgemäß ganz wohl als

Epithelzellen bezeichnet werden können. Mit andern Worten: die Epithelzellen in den kleinen Arterien sind als umgeformte Muskelzellen zu betrachten.« Eine derartige Schlußfolgerung dürfte bei *Anodonta* doch etwas sehr gewagt erscheinen. Wir haben gesehen, daß in den Arterienwandungen die Muskulatur relativ schwach entwickelt ist; man kann daher wohl auch nicht gut die endothelartige Zeichnung auf umgewandelte Muskelzellen zurückführen. Vielmehr halte ich es für viel wahrscheinlicher, daß die Kittlinien von Bindegewebszellen gebildet werden, die an gewöhnlichen Präparaten nicht zu erkennen sind. Die Bindegewebszellen bilden auf größere oder kleinere Flächen »das Endothel« der Arterien und ziehen von da aus in das Innere der Arterienwand hinein, und eben diese Flächen sind es, die nach Silberbehandlung eine mehr oder weniger regelmäßige Felderung erkennen lassen. Die Angaben von SCHWANECKE, daß histologische Querschnitte durch Arterien eine deutliche Endothelauskleidung zeigen, dürften doch wohl nicht ganz den Tatsachen entsprechen.

B. Venen.

Von den Venen ist im Großen und Ganzen wenig zu berichten; in dem Bau ihrer Wandungen zeigen sie keinerlei Besonderheiten, ja sie sind häufig nicht von dem eigentlichen lacunären Gewebe zu unterscheiden. Schon größere Lacunen könnte man demnach als Venenanfänge bezeichnen, die wiederum aus kleineren Lacunen ihren Ursprung nehmen; und auch im weiteren Verlaufe dieser Gefäße münden von allen Seiten zahlreiche Lacunen in dieselben ein, sodaß die Wandungen siebartig durchlöchert erscheinen. Eine eigene Wandung fehlt diesen Gefäßen anscheinend vollständig, und ich lasse es dahingestellt inwieweit man den Venen überhaupt den Namen eines Gefäßes zuerkennen darf. Angaben über das Vorhandensein eines Endothels finden sich bei BERGH, der die Lungenvenen von *Helix* daraufhin untersucht hat; es findet sich hier eine noch viel unregelmäßigere Felderung wie innerhalb der Arterien, dagegen sind zwischen den Muskelfasern an vielen Stellen LANGERsche Blasen zu erkennen. Eine deutlichere Wand ist im ganzen venösen System nur am Sinus venosus zu erkennen, der sich zwischen die beiden Nieren, unterhalb des Pericards, hinzieht, und der einen Sammelraum darstellt für das aus dem Körper zurückfließende venöse Blut. Einen Schnitt durch diesen Sinus zeigt Fig. 40. Wie zu erkennen ist, besitzt er eine starke Wandung, die von vielen Muskelelementen gebildet wird, die in einem festen Bindegewebe eingebettet liegen. Stellenweise ist die Wand durchbrochen und aus diesen runden

oder ovalen Löchern tritt das Blut in die Renopericardialwand und in die Falten des BOJANUSschen Organs ein. SCWANECKE findet im Sinus venosus ungefähr 70—80 solcher Öffnungen, die unregelmäßig in der ganzen Wand verteilt liegen. In bezug auf die Morphologie verweise ich auf seine Arbeit, in der auch die Klappeneinrichtung am vorderen Ende des Sinus venosus beschrieben ist (vgl. SCHWANECKE. Fig. 26, 27).

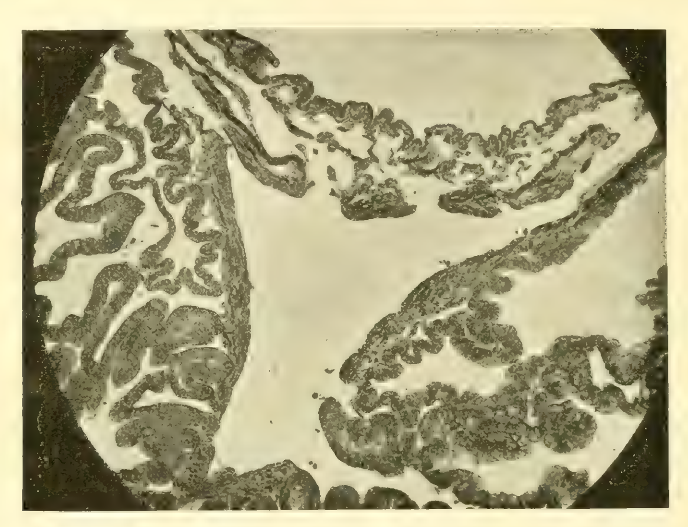


Fig. 40.
Schnitt durch Sinus venosus. Vergr. 65 1/2.

Zum Schluß sei es mir gestattet, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. E. KORSCHELT meinen herzlichsten Dank auszusprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und für das stetige Interesse, das er der Ausführung dieser Arbeit entgegengebracht hat. Auch Herrn Privatdozenten Dr. W. HARMS bin ich für vielerlei Ratschläge, die er mir zuteil werden ließ, zu Dank verpflichtet.

Marburg i. H., im März 1914.

Literatur.

1. L. AGASSIZ, Über das Wassergefäßsystem der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VII. 1856.
2. ST. APATHY, Studien über die Histologie der Najaden. Biol. Centralblatt. Bd. VII. 1887/88.

3. J. F. Babor, Zur Histogenese der Bindesubstanzen bei Weichtieren. Verhandlungen d. V. intern. Zool.-Kongresses. Berlin 1901.
4. A. Bauer, Die Entwicklung der Bindesubstanz. Tübingen 1858.
5. D. Barfurth, Vergleichend-histochemische Untersuchungen über das Glykogen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.
6. R. S. Bergh, Beiträge z. vergl. Histologie. Anat. Hefte, I. Abt. Hft. 31 (Bd. X, Hft. 1). 1898.
7. E. K. Blundstone, On the occurence of Glykogen as a Constituent of in Vesicular Cells of the Connective Tissue of Molluscs. Proc. the royal Society of London. Bd. XXXVIII. 1884/85.
8. Bonnet, Bau und Cirkulationsverhältnisse der Acephalen Kieme. Morphol. Jahrb. 1876.
9. J. Brock, Über homogene und fibrilläre Bindesubstanz bei Mollusken Zool. Anzeiger. Bd. V. 1882.
10. — Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
11. H. G. Bronn, Die Klassen und Ordnungen der Weichtiere. Bd. III. Abt. 1. Leipzig 1862.
12. J. Carrière, Das Wassergefäßsystem der Lamellibranchiaten und Gastropoden. Zool. Anz. Bd. IV. 1881.
13. — Die Fußdrüsen der Prosobranchier und das Wasser-Gefäßsystem der Lamellibranchier und Gastropoden. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXI. 1882.
14. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.
15. J. Th. Cattie, Über die Wasseraufnahme der Lamellibranchiaten. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.
16. L. Cuénot, Les globules sauguins et les organes lymphoides des Invertébrés. Arch. d'anat. microsc. Bd. I. 1897.
17. — L'excrétion chez les Mollusques. Arch. d. Biol. T. XVI. 1899.
18. K. Drost, Über das Nervensystem und die Sinnesepithelien der Herzmuschel (Cardium edule) nebst einigen Mitteilungen über den histologischen Aufbau ihres Mantels und ihrer Siphonen. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.
19. J. Duesberg, Plastosomen, Apparato reticulare interno und Chromidialapparat. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. XX. 1911.
20. C. J. Eberth, Über den Bau und die Entwicklung der Blutcapillaren II. Würzburger nat. Zeitschr. Bd. VI. 1866/67.
21. V. Faussek, Über die Ablagerung des Pigmentes bei Mytilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXV. 1899.
22. W. Fernau, Die Niere von Anodonta cellensis. (Im Manuskript zugänglich.)
23. A. Fleischmann, Über die Bewegungen des Fußes der Lamellibranchiaten. Zool. Anz. Bd. VIII. 1885.
24. — Die Wasseraufnahme bei Mollusken. Biol. Centralbl. Bd. VII. 1887/88.
25. W. Flemming, Über Bindesubstanz und Gefäßwandung bei Mollusken. Habilitationsschrift. Rostock 1871.
26. — Über die Bindesubstanz und Gefäßwandung im Schwellgewebe der Muscheln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.

27. W. Flemming, Über die Blutzellen der Acephalen und Bemerkungen über deren Blutbahn. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XV. 1878.
28. — Bemerkungen hinsichtlich der Blutbahnen und der Bindesubstanz bei Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. 1883.
29. — Über die Entwicklung der collagenen Bindegewebsfibrillen bei Amphibien und Säugetieren. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1897.
30. Gegenbaur, Grundzüge der vergl. Anatomie. 1870.
31. H. Griesbach, Über den Bau des Bojanusschen Organes der Teichmuschel. Arch. f. Naturgesch. Bd. I. 1877.
32. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Biol. Centralbl. Bd. II. 1883.
33. — Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Biol. Centralbl. Bd. II. 1883.
34. — Die Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.
35. — Über das Gefäßsystem und die Wasseraufnahme bei den Najaden und Mytiliden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.
36. — Zur Frage: Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Bd. VII. 1884.
37. — Wasseraufnahme bei den Mollusken. Zool. Anz. Bd. VII. 1884.
38. — Die Wasseraufnahme bei Mollusken. Tageblatt d. 58. Vers. deutscher Naturforscher u. Ärzte. Straßburg 1885.
39. — Beiträge zur Histologie des Blutes I. Das Blut d. acephalen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.
40. C. Grobben, Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. Arbeiten zool. Institut. Wien. Bd. IX. 1891.
41. F. Gutheil, Über den Darmkanal und die Mitteldarmdrüse von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. 1912.
42. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. Jena 1907/1911.
43. Hansen, Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.
44. J. Henle, Allgemeine Anatomie. Leipzig 1841.
45. K. Herbers, Entwicklungsgeschichte von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVIII. 1913.
46. Th. v. Hessling, Die Perlmuschel und ihre Perlen. Leipzig 1859.
47. H. v. Ihering, Über die Hautdrüsen und Hautporen der Gastropoden. Zool. Anz. Bd. I. 1878.
48. — Zur Morphologie der Niere der sogenannten Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Bd. XXIX. 1877.
49. G. A. F. Keber, Beiträge zur Anatomie u. Physiologie d. Weichtiere. 1851.
50. A. Kölliker, Neue Untersuchungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Würzburger Nat. Zeitschr. Bd. II. 1861.
51. — Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Bd. I. 1889.
52. J. Kollmann, Häutchenzellen und Myxom. Arch. f. path. Anat. Phys. u. klin. Med. Bd. LXVIII. 1876.
53. — Strukturlose Membranen bei Wirbeltieren u. Wirbellosen. Sitzungsber. d. math.-phys. Klasse d. kgl. Akad. d. Wissensch. München. Bd. VI. 1876.
54. — Der Kreislauf des Blutes bei den Lamellibranchiern, den Aplysien u. den Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVI. 1876.

55. J. KOLLMANN, Die Bindesubstanz der Acephalen Arch. f mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.
56. — Haben die Mollusken einen geschlossenen Kreislauf oder einen unterbrochenen? Amtl. Ber. d. 50. Vers. deutscher Naturf. u. Ärzte. München 1877.
57. — Verbindungen zwischen Cölom u. Nephridium bei den Lamellibranchiaten. Festschr. z. Feier d. 300jähr. Bestehung d. Univ. Würzburg. Basel 1882.
58. — Pori aquiferi u. Intercellulargänge im Fuße der Lamellibranchiaten u. Gastropoden. Verhandlg. naturf. Ges. Basel. Bd. VII. 1885.
59. E. RAY LANCASTER, The supposed taking in and shedding out of water in relation to the vascular system of Molluscs. Zool. Anz. Bd. VII. 1884.
60. — The coelom and the vascular system of Mollusca and Arthropoda. Nature. Bd. XXXVII. 1888.
61. A. LANG, Lehrb. der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. III. 1. Mollusca. 1900.
62. K. LANGER, Das Gefäßsystem der Teichmuschel. II. Abt. Venöses u. respirat. Gefäßsystem. Denkschr. d. kais. Akad. d. Wiss. Wien, math. nat. Klasse. Bd. XII. 1856
63. F. LEYDIG, Neue Beiträge zur anat. Kenntnis d. Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschrift z. Feier d. 100jähr. Bestehens d. naturf. Ges. Halle. 1879.
64. — Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Tiere. Bonn 1883.
65. TH. LIST, Die Mytiliden des Golfes von Neapel. I. Teil. Berlin 1902.
66. G. LOISEL, Les cartilages linguaux des Mollusques. Journ. d. l'anat. et de la phys. T. XXIX. 1893.
67. — Formation et évolution des éléments du tissu élastique. Paris 1896.
68. A. MÉNÉGAUX, Recherches sur la circulation chez les lamellibranches marins. Besançon 1890.
69. F. MERKEL, Zur Histogenese des Bindegewebes. Anat. Anz. Erg.-Heft Bd. X. 1895.
70. F. MEVES, Über Strukturen in den Zellen des embryonalen Stützgewebes sowie über die Entstehung der Bindegewebsfibrillen, insbesondere derjenigen der Sehne. Arch f. mikr. Anat. Bd. LXXV. 1910.
71. MILNE-EDWARDS, Neue Beobachtungen über die Unvollständigkeit des Zirkulationssystems der Mollusken. FRORIEPS neue Notizen. Bd. XL. 1846.
72. NALEPA, Die Intercellularräume des Epithels u. ihre physikal. Bedeutung bei den Pulmonaten. Sitzber. math.-nat. Klasse Wien. I. Abt. Bd. LXXXVIII. 1884.
73. F. C. NOLL, Unsre Flußmuschel (Najaden), ihre Entwicklung und ihre Beziehungen zur übrigen Tierwelt. Ber. d. Senkenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M. 1869/70.
74. H. PECK, The minute Structure of the Gills of Lamellibranchiate Mollusca. Quart. Journ. of Micr. Sc. Bd. XVII. 1877.
75. C. A. PEKELHARING, Le tissu conjonctif chez l'Huitre. Petrus Camper. I. 1902.
76. T. PÉTERFI, Untersuchungen über die Beziehungen der Myofibrillen zu den Sehnenfibrillen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXXIII. 1913.

77. C. Posner, Über den Bau der Najadenkieme. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI. 1875.
78. — Histologische Studien über die Kiemen der Acephalen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIV. 1877.
79. C. Rabl, Bemerkungen über den Bau der Najadenkieme. Jen. Zeit. Bd. XI. 1877.
80. W. M. Rankin, Über das Bojanussche Organ der Teichmuschel. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. 1890.
81. R. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. I. Ostreacea. Jen. Zeitschr. Bd. XXII. 1888.
82. — II. Arcacea, Mytilacea, Unionacea. Ibid. Bd. XXIV. 1890.
83. — III. Siphoniata, Epicuticulabildung; allgemeine Betrachtungen. Ibid. Bd. XXVII. 1892.
84 J. Schaffer, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. III. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. 1911.
85. P. Schiemenz, Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich d. Pteropoden). Mittlg. zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
86. — Über die Wasseraufnahme bei Lamellibranchiaten und Gastropoden (einschließlich der Pteropoden). Mittlg. zool. Stat. Neapel. Bd. VII. 1886/87.
87. C. Schneider, Vergleichende Histologie der Tiere. 1902.
88. P. Schüler, Über die Beziehungen der cavernösen Räume im Bindegewebe der Anodonta zu dem Blutgefäßsystem. Dissertation 1885.
89. — Über die Beziehungen der cavernösen Räume im Bindegewebe der Anodonta zu dem Blutgefäßsystem. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXV. 1885.
90. O. Schulze, Über den direkten Zusammenhang von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LXXIX. 1912.
91. H. Schwanecke, Morphologie des Gefäßsystems von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVII. 1913.
92. Dr. Th. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen. Berlin 1839.
93. C. Semper, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. VIII. 1857.
94. W. Siebert, Das Körperepithel von Anodonta cellensis. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. CVI. 1913.
95. Th. v. Siebold, Lehrb. d. vergl Anat. der wirbellosen Tiere Berlin 1848.
96 J. Thiele, Die Mundlappen der Lamellibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLIV. 1886

Zur Entwicklungsgeschichte von Halicryptus spinulosus (von Siebold).

Von

Olof D. Hammarsten.

(Aus dem Zootomischen Institut der Universität zu Stockholm.)

Mit 15 Figuren im Text.

In einer kürzeren im »Zoologischen Anzeiger« Bd. XLI, Nr. 11 erschienenen Mitteilung wurde von mir eine Larve des *Halicryptus spinulosus* vorläufig beschrieben. Hierbei behandelte ich nur die äußere Morphologie, während der innere Bau, zum Teil wegen der mangelhaften Beschaffenheit des Materials, da noch nicht zum Gegenstand meiner Untersuchungen gemacht worden war. Neue Funde haben es mir indessen ermöglicht, das Material jetzt bedeutend zu vermehren, wodurch ich auch meine früheren Mitteilungen mit einigen Untersuchungen über die innere Anatomie ergänzen kann. Es ist zu bedauern, daß nur Larven eines relativ späten Entwicklungsstadiums gefunden sind. Einen Vorteil bringt indessen dieses Übel insofern mit, daß die Beziehung der Larve zu *Halicryptus* durch die zum Teil schon große Ähnlichkeit der Larve mit dem geschlechtsreifen Wurm beim ersten Anblick dargelegt wird. Daß diese Untersuchung auch einige interessante und, wie ich glaube, für die systematische Stellung der Priapuliden recht bedeutende Resultate ergeben haben, hoffe ich im folgenden zeigen zu können. Ich benutze hier die Gelegenheit, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. W. Leche meinen lebhaften Dank für das große Interesse, womit er meinen Untersuchungen gefolgt, zu bezeigen.

Aus meinen früheren Abbildungen und Beschreibungen geht schon das allgemeine Aussehen der Larve hervor, ich will mich deshalb hier möglichst kurz fassen. Bei einer völlig ausgestreckten Larve erblickt man drei voneinander deutlich abgegrenzte Partien: Kopf, Hals und Rumpf. Der Kopf hat eine sphärische Gestalt, geht vorn in einen kurzen, vorstreckbaren Schnabel über und ist schon an seiner Außenwand mit

den für das erwachsene Tier so bezeichnenden Stachelkränzen besetzt. Diese Stacheln gleichen in ihrem Bau denen des erwachsenen Tieres, indem sie gerade wie bei diesem cuticuläre, von langen Hypodermiszellen ausgefüllte Hohlkegel sind. Eine gewisse Verschiedenheit macht sich jedoch bemerkbar. Einerseits sind nämlich die Stacheln der Larve im Verhältnis zum übrigen Körper um ein bedeutendes größer und entbehren die gegabelten Spitzen der drei bis vier letzten Stachelkränze des erwachsenen Tieres, anderseits sind die Stacheln des meistens caudal gelegenen Kranzes in einer eigentümlichen Weise umgebildet. Man findet hier statt der gewöhnlichen Zahl (25) nur zwölf Stacheln und ihre Spitzen sind außerdem von einem feinen Kanal durchzogen, dessen innere Mündung mit einer großen, mehrzelligen Drüse in Verbindung steht (Fig. 7, 8 und 11 *A*).

Der Hals ist von cylindrischer Form und zeigt schon eine schwache äußere Segmentierung, die durch die ringförmigen Einkerbungen der Cuticula bedingt ist. Bemerkenswert ist die völlige Abwesenheit jener stachelartigen Erhebungen, mit denen die Haut des erwachsenen *Halicryptus* in mehreren unregelmäßigen Reihen bedeckt ist und die von den meisten Forschern als Tastpapillen beschrieben sind. Sie treten erst im Zusammenhang mit der Metamorphose hervor, und zwar in Gestalt kleiner, knospenförmiger Verdickungen der Haut, die durch umgewandelte Hypodermiszellen hervorgerufen sind, und die zu den spitzen Tastpapillen weiter hervorwachsen.

Der Rumpf wird durch das Vorhandensein eines Panzers deutlich vom übrigen Körper markiert. Der Panzer ist eine direkte Fortsetzung der chitinösen Bekleidung der vorderen Körperpartien, besteht also in chemischer Hinsicht aus demselben Stoffe wie diese, die Cuticula ist aber hier besonders stark verdickt und hat sowohl in Gestalt wie in Struktur eine recht eigenartige Ausbildung erhalten. Eine Segmentierung vermißt man hier gänzlich, die Cuticula ist vielmehr in zwei einander völlig gleichdicke, horizontale Platten, eine dorsale und eine ventrale, geteilt. Jede Platte hat einen fast rektangulären Umriß, und da ihre Längsränder durch dünnere verticale Chitinmembranen miteinander vereinigt sind, bekommt der Panzer die Gestalt einer länglichen Dose. Jede der zwei Chitinmembranen hat sich außerdem in zwei scharfe Falten gelegt und gestattet hierdurch eine Bewegung der beiden Platten in horizontaler Richtung, indem sie aneinander genähert oder voneinander entfernt werden können (Fig. 7, 12 und 14 *A* und *B*). Nach vorn geht der Panzer, wie gesagt, in die Cuticula der Halsregion über, und zwar so, daß diese von den inneren Seiten der Vorderränder

der Horizontalplatten entspringt. Caudalwärts wird er von einer Chitinhaut, in der man die Öffnungen der Urogenitalkanäle und des Afters sowie einen Drüsenporus findet, geschlossen (Fig. 5 *P* und Fig. 6). Unter gewissen Umständen schlägt sich diese Haut stark einwärts um, wodurch eine trichterförmige Vertiefung entsteht, in deren Grund die genannten Öffnungen gelegen sind und deren äußere Mündung von den caudalen Rändern des Panzers umsäumt wird. Dieses kommt z. B. jedesmal, wenn die Larve sich aus dem Panzer hervorstreckt, zur

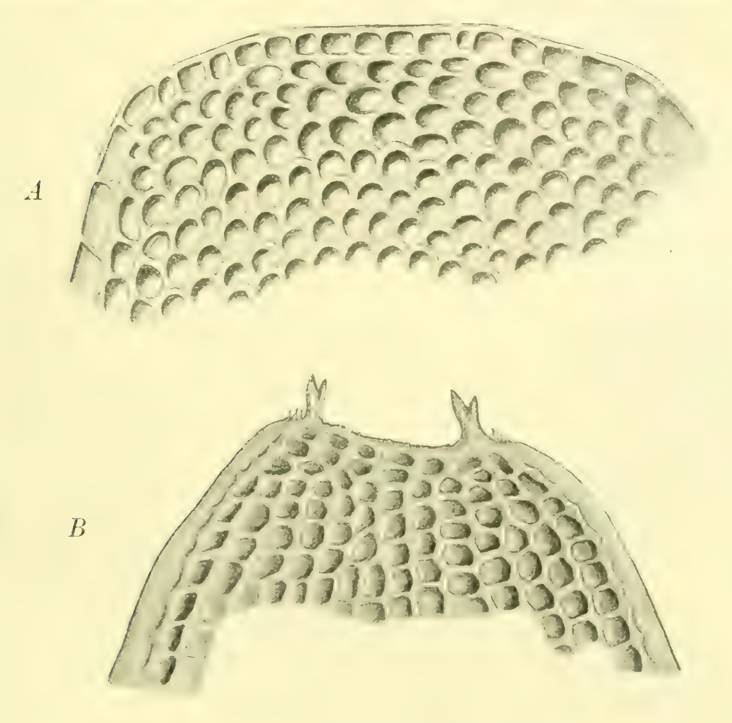


Fig. 1.
A, vordere, *B*, hintere Partie einer Horizontalplatte.

Erscheinung. Zieht sich das Tier nun wieder zurück, gleicht sich die Vertiefung sogleich wieder aus, indem die Haut mit dem übrigen Körper rückwärts gedrängt wird.

Die Struktur der Horizontalplatten besteht in kleinen, ovalen bis polygonalen, grubenförmigen Vertiefungen, deren Ränder sich zu zwischenliegenden Riffen erheben. Die Gruben sind ohne größere Regelmäßigkeit in mehr oder weniger parallelen Längsreihen über die ganze Oberfläche der Platten geordnet, treten aber besonders deut-

lich in den vorderen und hinteren Partien hervor, da sie hier besonders tief eingesenkt sind. Ein Querschnitt durch den Panzer zeigt, daß den Gruben und Riffen an der Außenseite ähnliche Ausbuchtungen und Einsenkungen an der Innenseite entsprechen, er gibt also mit anderen Worten ein wellenförmiges Bild. Aus ganz denselben Gründen bekommt ein Flächenschnitt ein gitterförmiges Aussehen. Am Ende jeder der zwei Längsränder der Platten findet man einige Stacheln, die reine Chitinbildungen ohne bewegliche Verbindung mit dem Panzer sind (Fig. 5 *A* und *B*).

Da die Cuticula des Panzers beinahe völlig durchsichtig ist, scheinen die darin gelegenen Organe, wie Verdauungskanal, Excretionsapparat, Retractoren usw. ziemlich deutlich durch (Fig. 2). Eine vollständig klare Auffassung von dem gegenseitigen Verhältnis des Panzers und der unterliegenden Körperwand bekommt man indessen nur bei der Untersuchung der Längs- und der Querschnitte durch die Larve. Da aber die dicke Cuticula für Reagentien fast undurchdringlich ist, stellt sie dem Schneiden große Schwierigkeiten entgegen, und es ist mir erst nach Durchbohrung des Panzers mit einer Nadel gelungen, gute Schnitte zu erhalten.

S
N
D
E
M

Fig. 2.
Halb ausgestreckte Larve von *Halicryptus*. *E*, Excretschläuche mit Solenocyten; *D*, Darm; *N*, Bauchstrang; *S*, Schlundkopf; *M*, caudale Chitinmembran.

Die Cuticula setzt sich, wie bei dem erwachsenen *Halicryptus*, überall aus zwei Schichten zusammen, und zwar einer äußeren dünneren, homogenen und einer inneren dickeren, die auch von lichterer Farbe ist und eine besondere Struktur besitzt. Es zeigt sich nun, daß die Verbindung zwischen der Cuticula und dem Körper eine sehr lockere ist. Besonders gilt dieses in der Rumpfregion, aber auch die oral davon gelegene Cuticula, ungefähr bis zur Gegend der hintersten Kopfstacheln, steht, wie am besten aus einer ausgestreckten Larve ersichtlich wird, in keinem festeren Zusammenhang mit der unterliegenden Hypodermis. Bei dieser hat sich nämlich die Körperwand von dem Panzer vollständig zurückgezogen und wird durch einen sich vom caudalen Ende des Tieres bis an die orale Begrenzung des Panzers, wo die Cuticula sich der Körperwand wieder anschmiegt, erstreckenden Hohlraum allseitig davon ge-

trennt (Fig. 4, *h.H*). Wenn die Larve sich nun wieder kontrahiert, verschwindet dieser Hohlraum, indem die Körperwand durch den vergrößerten Umfang des Körpers an die Panzerwand gedrückt wird. Bei sehr kräftiger Kontraktion tritt indessen der Hohlraum wieder auf, jetzt aber nur in den vorderen Partien des Panzers (Fig. 3, *f.H.*). Von außen wird er von der Panzerwand, von innen von der am nächsten oral davon gelegenen Cuticula der Halsregion, die sich bei der kräftigen Kontraktion von der Körperwand zurückgezogen hat, begrenzt. Der Boden endlich wird von der Körperwand selbst gebildet. Die Cuticulabekleidung des Halses hat sich also von ihrer Unterlage losgemacht und bildet in diesem Zustande eine tütenförmige Haut, deren Spitze sich in der cuticularen Bekleidung des zurückgezogenen Kopfes fortsetzt und deren Öffnung von den vorderen Panzerrändern umsäumt wird.



Fig. 3.
Eine *Halicryptus*-Larve in völlig zurückgezogenem Zustande. *S*, Schlundkopf; *f.H*, vorderer Hohlraum; *C*, Cuticula der Halsregion.

Eine festere Verbindung zwischen Cuticula und Körperwand findet, wie soeben gesagt, erst in der Kopfregion statt. Auch das hinterste Körperende der Larve steht mit der caudalen Begrenzungsmembran des Panzers in innigstem Zusammenhang, der dadurch noch fester wird, daß die Cuticula, ganz wie bei geschlechtsreifen Tieren, sich in den Enddarm und die Ausführungsgänge der Excretionsorgane hineinsenkt und ihre inneren Wände auf eine kurze Strecke bekleidet.

Die soeben beschriebenen Hohlräume werden zum größten Teil von einer recht eigenartigen Zwischenmasse ausgefüllt. Die Masse ist beim lebenden Tier ganz durchsichtig und von einer klebrigen, elastischen Beschaffenheit. Bei ausgestreckten Larven bedeckt sie die Körperwand rings umher, und breitet sich von dort an die herumliegenden Panzerwände in mehreren Lamellen und Bündeln, die von größeren oder kleineren Zwischenräumen getrennt sind, aus. An nach Flemming fixierten Totalpräparaten oder an günstig gefärbten Schnittserien zeigt es sich, daß die Grundmasse von mehreren elastischen, stark lichtbrechenden Fasern durchzogen ist (Fig. 4, Fig. 5 *A*, Fig. 11 *A*). Die meisten dieser Fasern breiten sich von der Körperwand radienförmig aus und befestigen sich wie die Grundmasse an die Wände des Panzers,

besonders in der Gegend der lateralen Verbindungsmembran der Horizontalplatten. Bei einigen von ihnen kann man auch eine spiralförmige Aufwindung bemerken. Beim zurückgezogenen Tiere wird die Masse zwischen Körper und Panzer stark zusammengedrückt und kommt nur in dem vorderen Hohlraum zur Erscheinung.

Über die chemische Zusammensetzung und Bildungsweise der Füllungsmasse bin ich nicht ganz ins klare gekommen. Ihre helle Beschaffenheit und die Ungeneigtheit, mit der sie Farbstoffe aufnimmt, spricht für eine Zusammengehörigkeit mit der inneren Cuticulaschicht, weicht jedoch durch eine weichere, klebrige Konsistenz davon ab. Wahrscheinlich ist, daß der Panzer sich auf einem früheren Entwicklungsstadium dicht an die Körperwand anschmiegt, und daß er in einem späteren Stadium von demselben abgelöst wird, sei es, daß die innere Cuticulaschicht sich teilweise auflöst oder daß die klebrige Schicht von den Hypodermiszellen abgesondert wird. Möglich ist ja auch, daß beide diese Faktoren zur Erlangung desselben Resultates führen. Die elastischen Fasern färben sich auf dieselbe Weise wie die Cuticula, bestehen also wahrscheinlich aus Chitin.

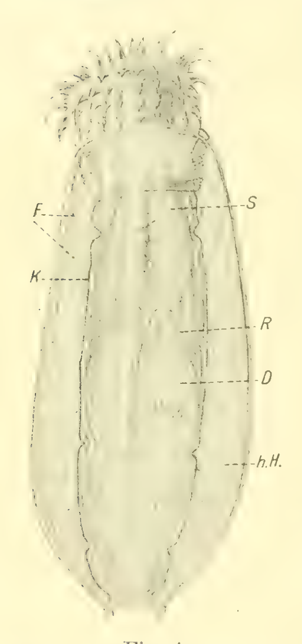


Fig. 4.
Halb ausgebildete *Halicryptus*-Larve. ***F***. elastische Fasern; ***K***, Körperwand; ***D***, Darm; ***S***. Schlundkopf; ***R***, Retractoren; ***h.H***, Hohlraum zwischen Körper- und Panzerwand.

Mag nun die Bildungsweise der Füllungsmasse diese oder jene sein, so scheint mir doch ihre Aufgabe und Funktion ganz offenbar vorzuliegen. Einerseits dient sie dazu, die Friktion zwischen Panzer und Körper zu mildern, anderseits hat sie eine rein mechanische Bedeutung, indem die elastischen Fasern derselben dazu geeignet sind, die Kontraktions- und Ausstreckungsbewegungen der Larve zu erleichtern und zu regeln. Jede dieser Bewegungen führt nämlich die Ausdehnung oder Zusammenziehung bestimmter Gruppen der elastischen Fasern herbei. Bei der Kontraktion sind es die Fasern zwischen Cuticula und Körperwand in dem vorderen Hohlraum, die stark ausgedehnt werden, wodurch sie ein Gegengewicht zu der Wirkungsweise der Retractoren bilden. Wenn die Larve jetzt den Kopf und den Hals hervorstößt, verkürzen sich gleichzeitig die genannten Fasern wieder

und ziehen dadurch die Cuticula der Halsregion in ihre normale Lage zurück. Statt dessen werden jetzt die Fasern des großen Hohlraumes ausgedehnt, um sich bei der Retraction wieder zu verkürzen usw.

Die Körperwand der Larve besteht aus denselben Schichten wie bei dem geschlechtsreifen Tier. Besonders in der Halsregion ist die Übereinstimmung vollständig. Unmittelbar unter der Cuticula liegt eine Hypodermisschicht, danach die Ringmuskulatur, die in der Halsregion durch Einkerbungen der Cuticula in ringförmige Bündel aufgeteilt ist, und eine Längsmuskelschicht, die an der Innenseite von einem ungemein feinen Peritonealüberzug bekleidet wird. In den hintersten Partien des Körpers, die bei der ausgestreckten Larve von dem Panzer umschlossen werden, mangelt eine segmentale Aufteilung der Ringmuskulatur, was ja auch zu erwarten ist, da man bei dem Panzer jede Spur einer Segmentierung vermißt. Bemerkenswert ist der große Reichtum an Granula von verschiedenerlei Größe und Form, die die Hypodermiszellen ausfüllen, und zwar bisweilen in so reichlicher Menge, daß die Zellkerne dadurch verborgen werden. Der größte Teil dieser Körner wird durch Osmiumsäure geschwärzt und besteht also wahrscheinlich aus Fett. Den Hypodermiszellen kommt aber auch eine excretorische Wirksamkeit zu. So findet man den Raum zwischen Panzer und Körperwand fast immer von kleinen, kugelförmigen, lichtbrechenden Körperchen von schwankender Größe teilweise ausgefüllt. Die Körperchen kommen auch in den Hypodermiszellen vor, und an einigen Präparaten konnte man ihren Austritt aus denselben deutlich verfolgen. Sie nehmen hierbei oft eine längliche, ausgedehnte Gestalt an, um nach der Passage durch die Hypodermis wieder sphärische Form zu bekommen, was dafür spricht, daß sie nicht ganz feste Partikeln sind, sondern eine zähflüssige oder tropfenbildende Konsistenz haben. Durch Osmiumsäure werden sie nicht geschwärzt. Eine ziemlich starke Färbung erhält man dagegen mit Safranin oder Gentianaviolett, wodurch im Centrum der Kugeln auch eine Anhäufung kleiner Körnchen von großer Färbbarkeit ersichtlich wird.

Die Kugeln zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit den Excretophorenkörnern, deren Vorkommen bei den Anneliden ein sehr verbreitetes ist. Ganz besonders erinnern sie an die Excretophorenkörperchen der Hirudineen (*Nephelis*), die große, glänzende Kugeln mit halbflüssigem Inhalt und einer centralen Zone winziger Granula darstellen (Graf, 865, Fig. 35 *A* und *B*). In vielen Fällen hat man direkt beobachten können, wie die Excretophorenkörner oder ihre Umwandlungsprodukte durch Phagocyten — sogenannte Excretophoren — in die Körperwand

der Würmer transportiert werden. Die excretführenden Wanderzellen gehen hier unter Hinterlassung ihrer Einschlüsse nach einiger Zeit zugrunde. Besonders interessieren uns die Priapuliden, bei denen

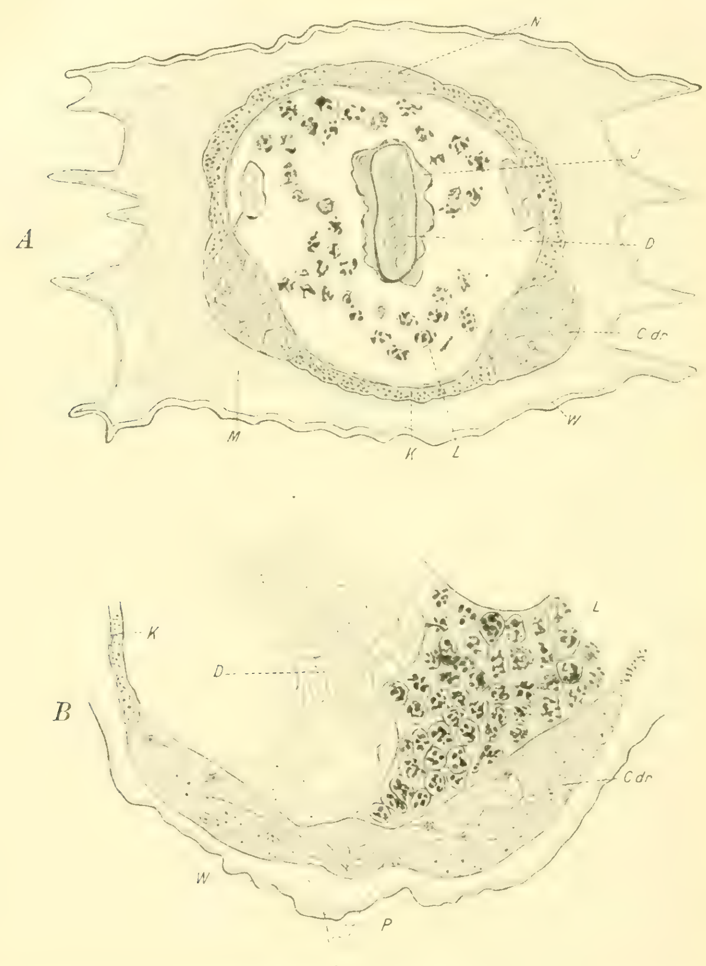


Fig. 5.

Querschnitt durch das hintere Körperende einer *Halicryptus*-Larve. *D*, Darm; *C.dr*, Caudaldrüse; *K*, Körperwand; *N*, Bauchstrang; *L*, Leibeshöhlenzelle; *J*, Insertionsstelle der »Darmretractoren«; *P*, Excretporus; *W*, Panzerwand; *M*, Zwischenmasse.

Moltschanow nach Injektion von Tusche in die Körperhöhle das teilweise Eindringen in das Integument der mit den schwarzen Körnern angefüllten Phagocyten verfolgen konnte; dort lösten sie sich ohne weiteres auf, so daß die Tuschmassen frei wurden. Ich meine nun, daß

die soeben beschriebenen Körperchen in der Hypodermis der Larve Excretophorenkörner sind und daß sie von den Hypodermiszellen in den Hohlraum zwischen Panzer und Körperwand weiter befördert und magaziniert werden. Diese Vermutung erhält noch dadurch eine größere Wahrscheinlichkeit, daß ich bei genauerer Untersuchung dem Aussehen nach ganz dieselben Körner, die zwischen Körperwand und Panzerwand eingeschlossen sind, auch in einem Teil der Leibeshöhlenzellen gefunden habe.

Eine eigenartige Ausbildung erhalten die Hypodermiszellen der caudalen Partien der Körperwand. Dorsolateral von dem Darme findet man nämlich dort zwei länglich-linsenförmige Verdickungen, die dorsal von der Analöffnung mittels einer schmalen, kurzen Querbrücke miteinander in Verbindung stehen (Fig. 5 *A* und *B*). Längs- und Querschnitte in dieser Körperregion zeigen eine bedeutende Verlängerung und Breitenzunahme der Hypodermiszellen. Ihr Inneres wird von einer lichtbrechenden, schwer färbbaren, fein reticulierten Masse zum größten Teil ausgefüllt. Die Fäden scheinen von einem sternförmigen Kern in der Mitte der Zelle auszustrahlen und bergen in ihren Maschen kleine Anhäufungen stark tingierter Körnchen. Die Zellen sind am breitesten in ihren basalen und mittleren Partien, verjüngen sich aber allmählich nach vorn und laufen in eine ziemlich dünne Spitze oder Zäpfchen aus. Mit ihrer Längsrichtung konvergieren sämtliche Zellen gegen die soeben genannte Verbindungsbrücke der beiden Verdickungen. An diesem Ort, das heißt genau dorsal von der Analöffnung, steht das gesamte Organ durch eine feine Öffnung in der Panzerwand, die auch hier zu einer kurzen Chitinröhre ausgezogen ist, mit der Außenwelt in Verbindung (Fig. 5, *B. P.*). Der histologische Bau und das Vorkommen eines Porenkanals sprechen dafür, daß man es hier mit einer paarigen Drüse und ihrem Ausführungsgange zu tun hat.

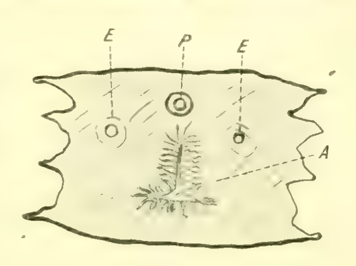


Fig. 6.
Öffnungen im hinteren Körperende. *A*, Analöffnung; *P*, Drüsenporus; *E*, Öffnungen der Excretionsschläuche

Da das geschlechtsreife Tier ähnliche Drüsenbildungen im hintersten Körperende gänzlich vermissen läßt, ist eine Untersuchung, ob man vielleicht bei den übrigen Priapuliden den Drüsen der *Halicryptus*-Larve homologe Gebilde finden kann, von Interesse. In der caudalen Körperregion von *Priapulus* finden sich nun einige Ge-

bilde, die mit den Drüsen der Larve sowohl in ihrer Lage wie in ihrem Bau aufs innigste übereinstimmen. Nach Ehlers, dem ersten, der einige Angaben hierüber macht, kommen am Endteile des Stammes von *Priapulus* kleine, warzenähnliche, kugelige Körper in verschiedener Zahl »bis zu zehn« vor, »die durch Haufen drüsiger Körper hervorgerufen sind«. Jedes einzelne dieser drüsigen Gebilde bestand aus einer weichen, leicht zerdrückbaren Masse, die sich bei geringem Druck unter dem Deckglase wie ein festes, weiches Fett ausbreitete. Das Mikroskop wies darin nur ein Maschenwerk von feinen Fäden und unregelmäßig eingestreute Kerne nach. Auf der nach außen gerichteten Fläche eines jeden solchen drüsigen Körpers war nun die Chitincuticula in eigentümlicher Weise von großen Porenkanälen durchsetzt, indem sich von einer Öffnung auf der Oberfläche eine trichterförmige Einsenkung bis zu dem drüsenförmigen Körper zieht. Solche Porenkanäle stehen in verschiedener Zahl, je nach der Größe der unter ihnen liegenden Körper, in einer Gruppe zusammen und bilden das Dach einer der warzenförmigen Erhebungen. Noch eingehender werden diese Bildungen von Apel beschrieben. »An den basalen Rändern der warzenförmigen Erhebungen steht das ihren inneren Raum ausfüllende Gewebe mit den Zellen der Hypodermis in Verbindung und dokumentiert sich somit ebenfalls als umgewandeltes Hypodermisgewebe. Die Zahl derselben ist bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen, oft nur fünf bis sechs, oft so groß, daß die ganze Oberfläche dieses Körperteils dicht bedeckt ist, und nur die ventrale Medianlinie, in der das Bauchmark verläuft, frei bleibt. An solchen Tieren wurden über zehn derartige Körper gezählt. Der innere Raum der Warzen ist von stark modifizierten Zellen ausgefüllt.«

Die Richtigkeit dieser Angaben kann ich betreffend die Gattung *Priapulus caudatus* nun in allen wesentlichen Punkten bestätigen. Von Bedeutung ist, daß Längs-Querschnitte durch die Warzen beinahe ganz dieselben Bilder wie die von mir gezeichneten Schnitte durch die Drüsen von einer *Halicryptus*-Larve geben. Die Kerne sind bei beiden von sternförmiger Gestalt, in länglichen Zellen gelegen, deren Inneres zum größten Teil von einer, von einem feinen Plasmanetze durchzogenen Masse ausgefüllt wird. Die distalen Partien der Drüsenzellen sind zapfenförmig ausgezogen und aller Wahrscheinlichkeit nach von kleinen intercellularen secretorischen Gängen oder Spalträumen umgeben. In gewissen Punkten begegnen uns doch einige Verschiedenheiten. So ist bei *Priapulus* jede Drüsenwarze mit mehreren (40—50) Porenkanälen, gegen deren Öffnungen die unmittelbar dar-

unterliegenden Drüsenzellen konvergieren, versehen; bei der *Halicryptus*-Larve dagegen findet man nur einen einzigen, und zwar dorsal vom Anus mündenden Porenkanal. Dieses abweichende Verhältnis der Larve findet ohne Zweifel durch das Vorhandensein eines Panzers eine genügende Erklärung. Diesem fehlt, wie soeben gesagt, ein näherer Zusammenhang mit der Körperwand; nur in der Kopfregion und den am meisten caudalen Partien wird die Verbindung eine festere. Eine natürliche Folge hiervon ist, daß die Drüsenzellen nicht den geradesten Weg seitwärts nach außen benutzen können, sondern nun auf einem längeren Umweg eintreten und mit ihrer Längsachse gegen das hinterste Körperende konvergieren müssen, um hier einen gemeinsamen Porenkanal zu bekommen.

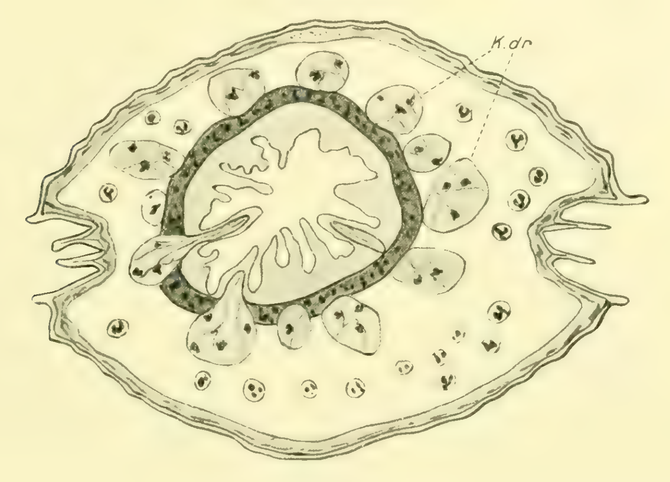


Fig. 7.
Querschnitt durch das vordere Ende einer kontrahierten *Halicryptus*-Larve. *K.dr.* Kopfdrüsen.

Über die funktionelle Bedeutung dieser »Caudaldrüsen«, wie ich sie in dem folgenden nennen will, liegen keine direkten Beobachtungen vor.

In diesem Zusammenhang sind auch noch einige andre Drüsen, deren Vorkommen schon bei der Besprechung des Kopfes teilweise berücksichtigt wurde, zu nennen. Die fraglichen Drüsen bilden zwölf fast kugelförmige Körper von erheblicher Größe, genau an der Grenze zwischen Kopf und Hals. Im Gegensatz zu den caudalen Drüsen liegen diese »Kopfdrüsen« beinahe gänzlich frei in der Leibeshöhle, an der Innenseite der Längsmuskelschicht und stehen nur mit einem kurzen Stiel oder Hals mit ihren Ausführungsgängen in Verbindung

(Fig. 8). Diese werden von den oben genannten zwölf Stacheln des hintersten Stachelkranzes, die von je einem feinen Kanal durchzogen sind, gebildet. Gerade wie die Zellen, die die übrigen Kopfstacheln ausfüllen, so sind auch die Drüsenzellen als modifizierte Hypodermiszellen zu betrachten, nur daß sie eine ganz besondere Größe und dazu eine excretorische Funktion erhalten haben.

Fig. 8.
Längsschnitt durch eine der Kopfdrüsen mit ihrem Ausführungsgange. *St*, Kopfstachel des hinteren Stachelkranzes; *K.dr.* Kopfdrüse; *C*, Cuticula; *H*, Hypodermis.

Die Kopfdrüsen sind Keborgane, mit denen die Larve sich bei Bedürfnis an die Unterlage anheften kann. Oft konnte ich durch direkte Beobachtung konstatieren, wie sich die Larve in halb kontrahiertem Zustande mit dem vorderen Körperende an den Boden der Glasschale, worin sie gehalten wurde, befestigte. Der Panzer mit dem darin eingeschlossenen Körper wurde hierbei für gewöhnlich in die Höhe gehoben, und es bedurfte nicht geringer Mühe, um die Larve wider ihren freien Willen von der Unterlage loszumachen. Wenn eine Larve sich befestigen will, stülpt sie die vorderen Teile des Kopfes gerade so weit um, daß sämtliche Stachelkränze, mit Ausnahme des letzten, innerhalb der Körperwand verborgen werden. Die letzten zwölf Stacheln liegen dann genau in der Längsrichtung des Körpers, einen Kranz in dem vorderen Körperende bildend; die Drüsen treten dann in Wirksamkeit und spritzen ein klebriges, im Wasser gerinnendes Secret durch die Stachelkanäle aus.

Über Verdauungskanal, Nervensystem und Leibeshöhle können wir uns kurz fassen, da sie den entsprechenden Organen des geschlechtsreifen Tieres beinahe vollständig gleich sind. Eine kleinere Abweichung findet sich gleichwohl in der Ausbildung des Bauchstranges in dem vom Panzer umschlossenen letzten Drittel des Körpers, wo ich

keine Andeutung einer metameren Anordnung der Ganglienzellen in dem Sinne, wie beim ausgewachsenen *Halicryptus*, wiederfinden konnte. Wie schon gesagt, vermißt man auch in diesen Körperpartien eine bündelförmige Aufteilung der Ringmuskulatur, was insofern von Interesse ist, daß man daraus mit großer Wahrscheinlichkeit schließen kann, daß die schwache segmentale Anhäufung der Ganglienzellen des Bauchstranges beim geschlechtsreifen Wurm eine ganz sekundäre, und zwar von den ringelförmigen Einkerbungen der Cuticula und der damit zusammenhängenden Aufteilung der Ringmuskulatur in entsprechende ringförmige Bündel hervorgerufene Erscheinung ist.

In der Leibeshöhle kommen schon reichliche Mengen von kugelförmigen Zellen vor. Oft habe ich kleine ballenförmige Zusammenschließungen solcher Leibeshöhlenzellen, die sowohl in Form als Farbe von den übrigen recht erhebliche Abweichungen zeigten, gefunden. Einerseits sind sie bedeutend kleiner und haben durch den gegenseitigen Druck aneinander eine polygonale Form erhalten, anderseits bestehen ihre Einschlüsse zum großen Teil aus gelben, schwer färbbaren Granula verschiedener Art. Beim ersten Anblick ist man geneigt, diese Ballen für Anhäufungen noch undifferenzierter Leibeshöhlenzellen oder für Bildungsstätten derselben zu halten. Eine nähere Untersuchung zeigt jedoch, daß auch bei geschlechtsreifen Tieren ganz ähnliche Bildungen vorkommen können.

Ballen verschiedener Größe und Form werden hier ziemlich allgemein in fast jedem Teil der Leibeshöhle, besonders jedoch in den vorderen Partien derselben, und zwar im Kopfe, angetroffen, wo sie sich mit Vorliebe rings um die Retractoren befestigen. Bisweilen fand ich sie auch an den Protonephridien angeheftet, was die excretorische Bedeutung der Ballen ziemlich offenbar beweist. Daß diese Vermutung auch eine mit der Wirklichkeit übereinstimmende ist, geht aus Moltschasows (*Priapulus*) und meinen eigenen Versuchen mit Tusche- und Carmininjektionen in die Leibeshöhle des *Halicryptus* hervor. Wird die Leibeshöhle eines injizierten *Halicryptus* geöffnet, so findet man schon nach einigen Stunden die meisten Tusche- oder Carminkörner in den Leibeshöhlenzellen eingeschlossen und die Excretophoren zu kleinen Ballen vereinigt, die nach einiger Zeit sich an den Protonephridien befestigen, um dort die aufgenommenen Fremdkörper zu entleeren. Beobachtungen an lebendem Material zeigen, daß besonders die Zellen an der Oberfläche der Ballen mit zahlreichen pseudopodienartigen Vorsprüngen versehen sind, und daß die zusammenhaltenden Elemente unter den Excretophoren aus

einer wasserhellen, klebrig elastischen, halbfesten Flüssigkeit bestehen, die von den Zellen selbst unter starker Volumenverkleinerung ausgeschieden wird. Auch die Tusche- und Carminkörner gelangen in diese interzelluläre Masse, was oft mit der völligen Auflösung und Vernichtung der Excretophoren verbunden ist.

Nach SCHAUINSLAND sollen sich die Leibeshöhlenzellen der Priapuliden aus »amöboiden Bindegewebzellen«, die zwischen den einzelnen Muskelbündeln des ganzen Körpers, namentlich aber in der Darmwand und im Mesenterium zerstreut sind, rekrutieren. Diese Zellen kriechen in den Geweben umher und können auch völlig aus denselben heraus in die Leibeshöhle hineinwandern. Ohne den Wert dieser Beobachtungen verringern zu wollen, scheint es mir doch fraglich, ob nicht die von SCHAUINSLAND beschriebenen Zellen zum Teil wenigstens schon ausgebildete junge Amöbocyten der Leibeshöhle, die sekundär in die Gewebe eingedrungen sind, darstellten.

Retractoren.

Das Zurückziehen der vorderen Körperpartien des geschlechtsreifen *Halicryptus* wird, wie bekannt, durch zwei Gruppen von Retractormuskeln, lange und kurze, bewirkt. Die vordere Insertionsstelle sämtlicher Retractoren ist an der hinteren Seite des Schlundringes. Mit ihrem caudalen Ende inserieren die kurzen Retractoren an die Körperwand ein bißchen unter der Übergangszone zwischen Kopf und Stamm, die langen dagegen noch weiter nach hinten, ungefähr so weit, wie die vorderen Spitzen der Urogenitalschläuche reichen, d. h. an der Grenze zwischen dem ersten und zweiten Drittel der Körperlänge. Betreffs ihrer Zahl sind die Angaben recht variierend. Selbst habe ich im allgemeinen neun kurze und sieben bis acht lange Retractoren gefunden[1].

Bei der Gattung *Priapulus* findet man außer diesen Retractoren noch zwei Muskelbänder, die längs dem Verdauungskanal verlaufen, und zwar in seiner dorsalen und ventralen Seite. Die beiden Muskeln sind mit dünnen Mesenterialfalten an der Außenwand des Mitteldarmes befestigt und inserieren caudalwärts an dem Enddarme, oralwärts an der Wand des Schlundkopfes. Durch die Lage ihrer Insertionspunkte befördern diese Muskeln die Arbeit der übrigen Retractoren, indem sie den Schlundkopf dem Anus näher bringen. Die Contraction wird auch

[1] APEL schätzt die Zahl der kurzen Retraktoren auf 10—12, der langen auf 7 (nach Abbildungen), EHLERS die Zahl der langen auf 10.

infolge dessen bei *Priapulus* etwas kräftiger als bei *Halicryptus*, wozu als beitragender Umstand kommt, daß die langen Retractoren bei diesem noch ein wenig weiter caudalwärts als bei jenem befestigt sind.

Ganz dieselben Retractoren wie beim geschlechtsreifen Wurme kommen auch der Larve zu (Fig. 9). Die Fähigkeit, sich zu kontrahieren, ist jedoch bei dieser bedeutend größer als bei jener, wie aus den beiden Abbildungen 11 *A* und *B* mit hinreichender Deutlichkeit hervorgeht. *A* und *B* stellen zwei trans-

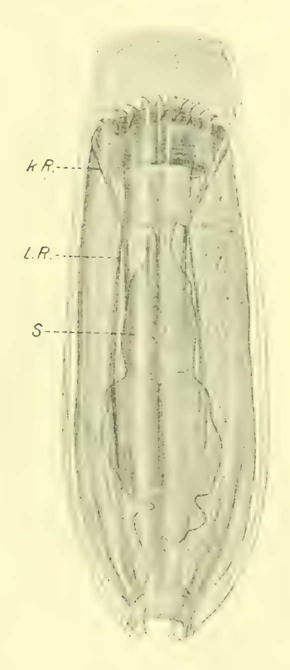


Fig. 9.

Larve in halb zurückgezogenem Zustande. *k.R*, kurze Retractoren; *l.R*, lange Retractoren; *S*, Schlundkopf.

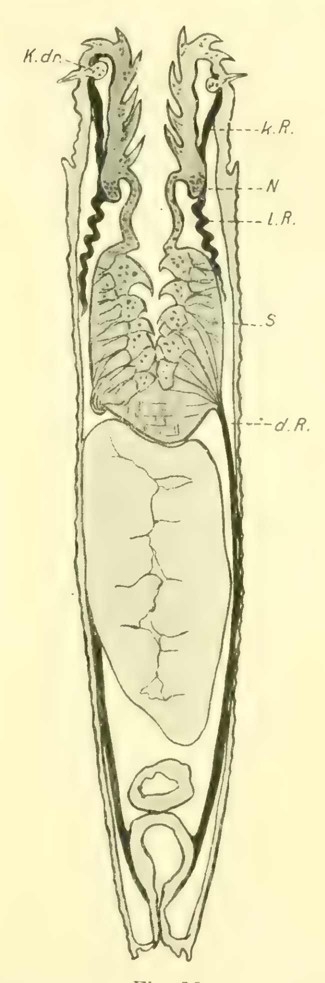


Fig. 10.

Sagittaler Längsschnitt durch eine *Halicryptus*-Larve. *N*, Nervenring; *h.R*, kurze Retractoren; *l.R*, lange Retractoren; *d.R*, Darmretractoren; *S*, Schlundkopf; *K.dr*, Kopfdrüsen.

versale Längsschnitte durch eine Larve und ein beinahe geschlechtsreifes Tier, die sich beide in einem Zustande von maximaler Kontraktion befinden, vor. Dieses Verhältnis hat seinen Grund in zwei wesentlichen Verschiedenheiten in dem Retractorsystem der Larve; teils liegen

nämlich die caudalen Insertionspunkte der langen Retractoren weiter nach hinten, ungefähr in der Mitte der Körperlänge, teils kommen auch fünf andre Retractoren, die während der Metamorphose gänzlich reduziert werden, vor.

Die erwähnten Muskeln begleiten den Mitteldarm an seiner dorsalen und ventralen Seite, sind jedoch von der Wand desselben völlig frei. Oralwärts entspringen sie in einem Kreise von basalen Partien des Schlundkopfes (Fig. 4 *R* und Fig. 10 *d.R.*) und folgen dann der Längsrichtung des Darmes, wobei sie sich in zwei Gruppen ver-

A *B*

Fig. 11.

Transversaler Längsschnitt; *A*, durch eine Larve, *B*, durch ein metamorphosiertes Tier von *Halicryptus*. *F*, elastische Fasern; *L*, Leibeshöhlenzellen; *Gr*, Granula: *K.dr.*, Kopfdrüsen; *P*, Panzer; *K.R.*, kurze Retractoren; *Kst.*, Kopfstacheln; *Nr.*, Schlundring; *S*, Schlundkopf; *D*, Darm; *E*, Excretschlauch.

teilen, eine dorsale und eine ventrale, die zwei bzw. drei Muskeln enthalten. Jeder dieser Muskeln ist für gewöhnlich in seinem mittleren Verlauf in zwei voneinander mehr oder weniger freie Bündel ge-

teilt, so daß ein Querschnitt in diesen Körperregionen zehn separate Retractoren zur Erscheinung bringt (Fig. 12). Weiter caudalwärts vereinigen sich die Bündel allmählich wieder zu ungeteilten Muskeln, die sich bald danach an die Wände des Enddarmes befestigen.

Die topographische Lage und der Insertionsplatz dieser Muskeln stimmen also in allen wesentlichen Punkten mit den soeben beschriebenen Muskeln längs des Darmes von *Priapulus* überein. Verschiedenartig ist nur die Zahl derselben, die bei *Priapulus* zwei, bei *Halicryptus* fünf ist, und die Befestigung der Muskeln jenes Wurmes mit Mesenterien an der Darmwand, während dieselben bei *Halicryptus* frei sind. Man dürfte also in vollem Recht sein, wenn man die besprochenen Muskeln als homologe Gebilde bezeichnet, was ja nicht ohne Bedeutung ist, da die Abwesenheit derselben früher immer als ein verschiedenartiger Charakter zwischen *Halicryptus* und *Priapulus* betrachtet worden ist.

Die Retraction findet nun bei der Larve in folgender Weise statt. Zuerst ziehen sich die kurzen und langen Retractoren zusammen, wobei sie durch ihre Insertion in der Gegend des Nervenringes bewirken, daß die vorderen Partien des Körpers sich gleich der Tüte eines Handschuhes nach hinten umstülpen. Ungefähr zu gleicher Zeit beginnen auch die Retractoren längs dem Darm in Wirksamkeit zu treten, um bei weitergehender Contraction der Larve jene allein zu besorgen. Sie bringen hierbei den Schlundkopf oft so weit nach hinten, daß er in gleiche Höhe mit dem Enddarme kommt und nötigen durch ihre Wirksamkeit den Mitteldarm, sich in eine doppelt S-förmige Schlinge zu legen (Fig. 11, *A*). Wie aus der Figur ersichtlich ist, werden auch die vorderen Insertionspunkte der kurzen Retractoren mit der am nächsten liegenden Körperwand hierbei um eine bedeutende Strecke hinter ihre caudale Befestigung an derselben gezogen. Sie werden mit andern Worten in gerade entgegengesetzter Richtung als bei der hervorgestreckten Larve, d. h. jetzt stark nach hinten ausgedehnt. Ihre ursprüngliche Aufgabe, als Retractoren zu fungieren, wird durch dieses Verhältnis ebenfalls eine umgekehrte, indem sie nun der Arbeit der übrigen Retractoren entgegenwirken und dieselbe zu regeln haben. Bei der Protraction sind sie auch die ersten, die durch ihre Contraction den Kopf hervorstoßen, sie haben also eine doppelte Bedeutung, und zwar tun sie sowohl Pro- wie Retractoren-Dienst.

Bemerkenswert ist die relativ große Geschwindigkeit, mit der die Bewegungen der Larve im Gegensatz zu den langsamen und trägen Bewegungen des geschlechtsreifen Tieres stattfinden.

Urogenitalorgane.

Die Excretionsorgane sind schon durch die zwei länglichen Schläuche jenseits des Darmes, wie sie auch beim geschlechtsreifen Wurme vorkommen, repräsentiert. Das hintere Ende jedes Schlauches ist zu einer geräumigen Blase erweitert und an den vom Mesenterium freien Wänden mit in der Regel vier bis fünf kleinen Gruppen von Solenocyten bekleidet (Fig. 2 und Fig. 12).

Von den Geschlechtsdrüsen oder ihrer Anlage sieht man noch keine Spur, was ja auch zu erwarten ist, da diese Organe erst viel später, nach vollendeter Metamorphose und nachdem das Tier schon eine recht bedeutende Länge erreicht hat (SCHAUINSLAND), zum Vorschein kommen.

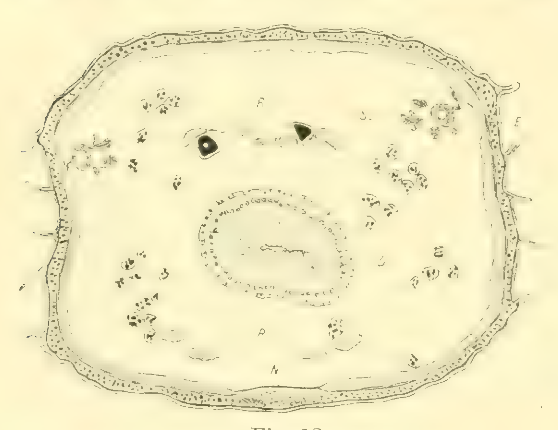


Fig. 12.

Querschnitt durch eine Larve in der Gegend der Excretschläuche. *D*, Darm; *R*, »Darmretractoren«; *N*, Bauchstrang; *E*, Excretschläuche; *Sl*, Solenocyten.

Fassen wir jetzt die Charaktere, durch welche sich die Larve von dem geschlechtsreifen *Halicryptus* unterscheidet, schließlich zusammen, so sind diese folgende:

1. Die Larve ist mit einem Chitinpanzer, in den Kopf und Hals bei Bedürfnis zurückgezogen werden können, ausgerüstet.

2. Die Kopfstacheln sind bei der Larve im Verhältnis zum übrigen Körper bedeutend größer als dieselben Gebilde des erwachsenen Wurmes.

3. Die Stacheln des hintersten Kranzes, 12 an der Zahl, sind von je einem Kanale durchzogen. Die zu den Stacheln gehörigen Hypodermiszellen sind in lange elliptische Drüsenzellen, die sich als zwölf große, in die Leibeshöhle weit hineinragende Ballen auf der Grenze zwischen Kopf und Hals zeigen, umgebildet. Die Drüsen enthalten ein klebriges, zu der Befestigung der Larve an die Unterlage dienendes Secret, das durch die Kanäle der obengenannten Chitinstacheln entleert wird.

4. In den hinteren Partien der Körperwand liegt eine paarige Drüse, die dorsal vom Darme durch einen kurzen Porenkanal mit der Außenwelt in Verbindung steht.

5. Die Tastpapillen des erwachsenen Tieres werden bei der Larve vermißt.

6. Außer den gewöhnlichen Retractoren besitzt die Larve noch fünf andre, die längs der dorsalen und ventralen Seite des Mitteldarmes verlaufen, und die mit ihren vorderen Enden an dem Schlundkopfe, mit ihren hinteren an den Wänden des Enddarmes inserieren. Teils durch diese Muskeln, teils durch die weiter nach hinten gelegenen Insertionspunkte der langen Retractoren ist die Contractionsfähigkeit der Larve viel größer als bei dem geschlechtsreifen *Halicryptus*.

Über die Larvenmetamorphose habe ich folgende Beobachtungen gemacht. Die Metamorphose steht mit einer Häutung im Zusammenhang. Die Körperwand der Larve löst sich hierbei so gut wie vollständig von dem umgebenden Cuticulaüberzuge; nur in der Gegend des Mundes und der Analöffnung bleibt die Verbindung noch unverändert bestehen. Die Larve liegt also am Ende in ihrer cuticularen Bekleidung wie in einer Hülse ganz frei, und zwar ist sie daran nur in den genannten Punkten befestigt. In diesem Zustande verweilt die Larve einige Zeit; wie lange kann ich indessen leider nicht mit Bestimmtheit angeben. Eine Larve, die soeben in dieses »Puppenstadium« getreten war, gelang es mir während vierzehn Tage am Leben zu erhalten, ohne daß die Metamorphose beendigt wurde. Die Larve lag die ganze Zeit ganz unbeweglich und nur bei einer direkten Berührung mit einer Nadel konnte man an ihr einige Contractionsbewegungen bemerken.



Fig. 13.
Larve im »Puppenstadium«.

Nach beendigter Metamorphose macht sich der junge Wurm von der letzten Verbindung mit der Larvenhaut frei, indem der Cuticulaüberzug an der inneren Wand des Schlundkopfes von der unterliegenden Hypodermisschicht abgelöst und herausgestoßen wird (Fig. 14 *A* und *B*, *Slz*). Dieselben Veränderungen spielen sich auch betreffs der inneren Cuticularbekleidung des Enddarmes und der Urogenitalgänge in der hinteren Körperregion ab, und das Tier bewegt sich jetzt völlig frei in der abgeworfenen Cuticulahaut. Durch lebhafte Bewegungen mit dem Kopfe, der unaufhörlich hervorgestoßen wird, sucht der Wurm eine Öffnung in die Wand derselben zu machen. Früher oder später werden seine Bemühungen mit Erfolg gekrönt.

Für gewöhnlich entsteht eine Ritze in der Cuticula an der Grenze zwischen den obersten Kopfstacheln und den Schlundzähnen (Fig. 14, *R*), durch welche das Tier ins Freie herausschlüpft.

Der metamorphosierte *Halicryptus* hat ganz denselben Bau wie den des ausgewachsenen Wurmes erhalten. Jede Spur eines Panzers ist verschwunden und die Körperhaut wird von den kleinen, borstenähnlichen Tastpapillen über die ganze Oberfläche, mit Ausnahme des Kopfes, in unregelmäßigen Reihen bekleidet. Die Kopfstacheln sind auch relativ kleiner als bei der Larve. Betreffs der inneren Anatomie sind die fünf langen Retractoren längs dem Mitteldarm resorbiert worden, ebenso auch die Caudaldrüsen, von denen man nur einige kleine rudimentäre Bildungen in der Körperwand findet. Die Kopfdrüsen sind noch beibehalten, haben jedoch eine bedeutende Reduktion erlitten und schwinden schließlich mit dem Alter völlig.

Eine eingehendere Untersuchung über den Verlauf dieser Veränderungen, besonders über die der Retraktoren, würde ohne Zweifel ein gewisses Interesse darbieten. Um solche Beobachtungen anstellen zu können, war jedoch mein Material zu spärlich und die Larven wurden dafür zu früh vom Tode hingerafft.

Wie aus der vorhergehenden Darstellung ersichtlich, haben meine Untersuchungen nur über die letzten Stadien der Entwicklung des *Halicryptus* Klarheit zu bringen vermocht; die Eifurchung und die früheren Embryonalstadien sind noch immer unbekannt. Obwohl also unsre Kenntnis der Ontogenie des *Halicryptus* sehr unvollständig ist, erscheint es mir doch von Interesse, schon jetzt mit den mir zu Gebote stehenden Tatsachen zu bestimmen zu versuchen, inwiefern die gefundenen Larven für die Beurteilung der Verwandtschaft des Wurmes von Bedeutung sind.

Die größte Eigentümlichkeit der Larve ist, wie vorher hervorgehoben, die Ausbildung eines sowohl in Struktur als Bau sehr eigenartigen Panzers, innerhalb dessen der Kopf und der zunächst folgende Teil des Körpers oder der Hals zurückgezogen werden können.

Die Frage ist jetzt: Kommt diesem Panzer eine phylogenetische Bedeutung zu, oder ist er vielleicht nur ein larvales Organ, d. h. eine Anpassungserscheinung an die Lebensverhältnisse der Larve, in welchem letzteren Falle er natürlich keinen direkten Wert in einer Diskussion über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Priapuliden besitzt. Die Sache ist vielleicht nicht ganz so einfach zu entscheiden. Da aber die Larve, meinen Beobachtungen nach, in ihren Gewohnheiten mit

dem ausgewachsenen Wurme aufs innigste übereinstimmt, indem sie ja an denselben Lokalen zusammen mit diesem und unter denselben allgemeinen Bedingungen lebt, scheint mir nur ein sehr geringer Grund für die Deutung des Panzers im Sinne einer Anpassung der Larve vorzuliegen. Hiermit will ich natürlich nicht verneinen, daß der Panzer als

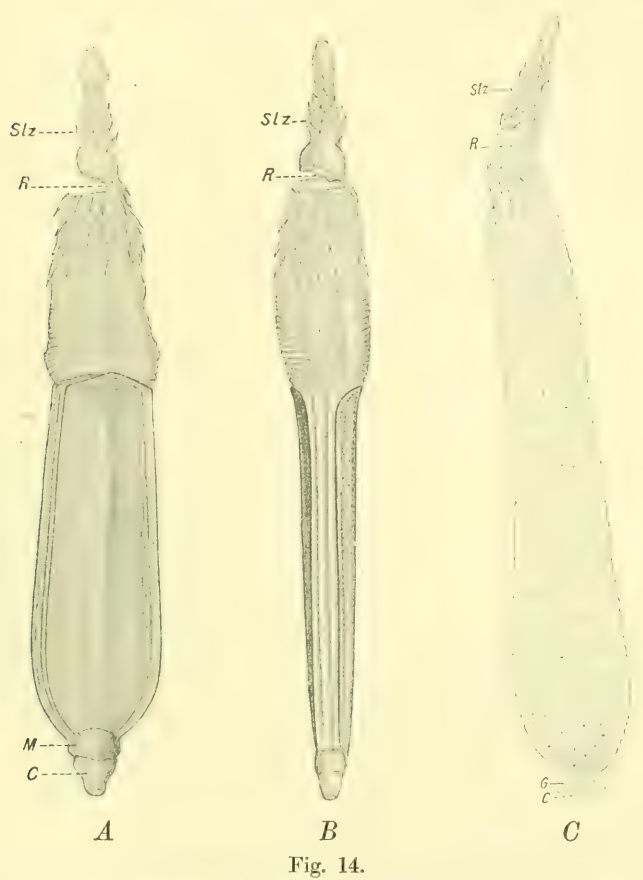


Fig. 14.

A und *B* abgeworfene Larvenhaut, *C* abgeworfene Haut des erwachsenen Tieres. *A* von der Dorsalseite, *B* von der lateralen Seite gesehen. *Slz*, Schlundzähne; *R*, Ritze, wodurch das Tier nach außen zieht; *M*, caudale Chitinmembran; *C*, cuticulärer Überzug an der Innenwand des Enddarmes; *G*, an den Innenwänden der Urogenitalorgane.

ein Schutz gegen verschiedene ihrer Feinde von recht großer Bedeutung sein kann. Für die große Mehrzahl derselben, und zwar die räuberischsten, wie einige Gammariden und Isopoden, die auf denselben Lokalen sehr häufig sind, stellt der Panzer keinen wesentlichen Schutz dar. Wenn also dem Panzer eine gewisse phylogenetische Bedeutung

zuerkannt werden kann, so weist sein Vorkommen ohne Widerspruch darauf hin, daß die nächsten und jetzt ausgestorbenen Vorfahren des *Halicryptus* einmal mit einem Panzer von ungefähr demselben Aussehen wie jener der Larve ausgerüstet gewesen sind. In derselben Richtung weist auch ein andres Verhältnis, das ich allerdings als einzelstehendes Faktum kaum hätte berücksichtigen sollen, das aber im Zusammenhang mit dem Panzer der Larve eine gewisse Aufmerksamkeit verdient. Ich meine hier die Weise, auf welche sich die Häutung bei dem ausgewachsenen *Halicryptus* vollzieht. Nach Willemoes-Suhm, dem ersten, der einige Beobachtungen hierüber angestellt hat, findet die Häutung im Mai, nach Apel auch im September statt. Meinen eigenen Beobachtungen nach ist sie jedoch von keiner bestimmten Jahreszeit abhängig, sondern ereignet sich vielmehr in jeder Zeit des Jahres, sobald die zunehmende Größe des Körpers ein geräumigeres Cuticulakleid bedingt. Die Würmer treten auch in Häutung ein, wenn sie einige Zeit in sauerstoffarmem Wasser von hoher Temperatur (20 bis 30° C.) gehalten werden.

Bei beginnender Häutung löst sich die Cuticula von der Körperwand erst in den hintersten Partien des Körpers ab, also dort, wo wir bei der Larve einen Panzer, der mit der unterliegenden Haut in sehr lockerer Verbindung steht, finden. Der Loslösungsakt breitet sich von hier immer weiter nach hinten und vorn bis an den After und die Mundöffnung aus. Am Ende werden auch die cuticularen Belegungen an den Innenwänden des Enddarmes, der Ausführungsgänge der Urogenitalorgane und des Schlundkopfes herausgestoßen, und der Wurm liegt jetzt ganz frei in dem abgeworfenen Kleid, in welchem er nur so lange bleibt, bis er mit dem vorderen Körperende eine Öffnung in die alte Cuticula, um nach außen zu gelangen, gestoßen hat. Die Häutung des erwachsenen Tieres findet also auf ganz dieselbe Weise wie bei der Larve statt, wenn diese nach beendigter Metamorphose ihre Cuticula abwirft. Dies ist von ganz besonderem Interesse und spricht meines Erachtens zugunsten der Behauptung, daß die nächsten Vorfahren der Priapuliden in schwach gepanzerten Formen zu suchen sind[1].

Nachdem sich meine Aufmerksamkeit auf diese Verhältnisse gelenkt hatte, hob ich in meinen vorläufigen Mitteilungen die großen rein äußeren Ähnlichkeiten zwischen der *Halicryptus*-Larve einerseits, und den Rotatorien, Gastrotrichen und besonders den Kinorhynchen,

[1] Über die Häutung des *Priapulus* liegen keine vollständigen Untersuchungen vor.

anderseits, hervor. Eine durchgreifendere Vergleichung wurde indessen wegen der Geringheit des Materials nicht ermöglicht.

Unsre Kenntnis von dem Bau der Kinorhynchen basiert hauptsächlich auf den älteren Arbeiten REINHARDS und in neuerer Zeit auf den Untersuchungen von A. SCHEPOTIEFF und ZELINKA. Eine Monographie über die Kinorhynchen ist von dem letztgenannten Verfasser in Vorbereitung. Die Arbeiten SCHEPOTIEFFS sind von ZELINKA einer sehr eingehenden und, wie mir scheint, in manchen Punkten ganz berechtigten Kritik unterzogen worden. Daß jener Verfasser mit ungünstig konserviertem Material gearbeitet hat, wird nämlich schon von ZELINKA betont und geht aus seinen Abbildungen mit hinreichender Deutlichkeit hervor. Einige Kinorhynchen der Gattung *Echinoderes* und *Pycnophyes*, die von Dr. phil. NILS ODHNER während eines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Rovigno eingesammelt und freundlichst zu meiner Verfügung gestellt worden sind, hatte ich selbst Gelegenheit zu untersuchen. Einige Exemplare (*Pycnophyes*) wurden sogar in einem Reagensrohr mit Seewasser lebendig mit der Post abgesandt und blieben trotz der recht bedeutenden Sommerwärme und den übrigen Strapazen der Reise mehrere Tage nach ihrer Ankunft in voller Rüstigkeit.

Eine umfassendere Untersuchung der Kinorhynchen-Anatomie fällt indessen außerhalb des Rahmens der vorliegenden Arbeit. Dies ist offenbar nicht ohne große Opfer an Zeit möglich und fordert vor allem einen reichlicheren Vorrat von lebendigen Tieren als wie zu meiner Verfügung gestanden hat. In manchen Hinsichten, besonders aber betreffs des Baues des Panzers und des Muskelsystems, habe ich die Richtigkeit der Untersuchungen ZELINKAS bestätigen können, und da der genannte Verfasser außerdem ohne Zweifel der ist, der dieser Tiergruppe das genaueste Studium gewidmet hat, bin ich in der folgenden kurzen Übersicht über die allgemeine Organisation der Kinorhynchen hauptsächlich den Beschreibungen ZELINKAS gefolgt.

Die Kinorhynchen sind kleine wurmförmige Meeresbewohner (0,1—0,5 mm, SCHEPOTIEFF), die eine weite Verbreitung haben. Sie leben an Algen oder auf schlammigem Boden innerhalb der litoralen Zone, wo sie hauptsächlich vermittelst rascher Aus- und Einstülpungen des vorderen Körperendes, dessen Stacheln als Bewegungsorgane funktionieren, herumkriechen. Bei äußerer Betrachtung bemerkt man an ihrem Körper drei voneinander ziemlich scharf markierte Regionen, die von ZELINKA als Hals bzw. Kopf und Rumpf bezeichnet werden. Der Kopf ist von sphärischer Gestalt und trägt an der Oberfläche mehrere Kränze

langer Stacheln oder Scalidien. Ein wichtiges anatomisches Kriterium für den genannten Körperabschnitt wird außerdem dadurch gebildet, daß ein Teil des centralen Nervensystems, der Schlundring oder das Gehirn, in seiner Hypodermis gelegen ist. Nach vorne setzt sich der Kopf in ein mit Chitindolchen bekränztes vorschnellbares Mundrohr fort und geht nach hinten in den cylindrischen Hals über. Für den Rumpf des geschlechtsreifen Tieres bezeichnend ist das Vorkommen eines Panzers, der eine direkte Fortsetzung der übrigen chitinösen Bekleidung des Körpers darstellt, und innerhalb deren Wänden der Kopf, bei vielen Formen auch der Hals, zurückgezogen werden kann. Der Panzer ist in 11—12 Segmente, die vermittelst dünnerer Chitinfurchen miteinander verbunden werden, aufgeteilt, und da besondere schiefe Körpermuskeln an zwei nebeneinanderliegenden Segmenten inserieren, fehlt der genannten Körperregion keineswegs Beweglichkeit, sondern krümmt sich vielmehr bei lebenden Tieren wurmförmig hin und her. Jedes einzelne Segment ist seinerseits von einer stark gewölbten Tergalplatte und für gewöhnlich von zwei flachen Ventralplatten, die lateral an der Tergalplatte vermittelst dünneren Chitins beweglich verbunden sind, medial dagegen mit ihren verdickten oder in geradem Winkel umgebogenen Rändern aneinander stoßen, gebildet[1]. Die Ventralplatten besitzen durch diese Konstruktion eine gewisse Beweglichkeit, und zwar können sie mit besonderen dorsoventralen Muskeln den Tergalplatten genähert werden, was jedesmal, wenn das Tier den Kopf hervorstülpt, stattfindet.

In unmittelbarem Zusammenhang mit der Cuticula steht eine protoplasmatische, mit zahlreichen Kernen, aber ohne deutliche Zellgrenzen versehene Hypodermis. Nach innen von dieser findet man eine Leibeshöhle, der jedoch eine peritoneale Begrenzung gegen die Körperwand und die darin eingeschlossenen Organe zu mangeln scheint, weshalb sie nicht als Cölom, sondern als primäre Leibeshöhle zu bezeichnen ist. Frei umherflottierende Leibeshöhlenzellen sind nicht beschrieben, auch habe ich keine solchen gefunden.

Der Verdauungskanal bildet bei einem ausgestreckten Kinorhynchen ein in der Längsachse des Körpers gerade ausgestrecktes Rohr von der terminal gelegenen Mundöffnung ab bis an den ebenfalls terminal gelegenen After. Man kann an demselben einen Mundkegel, einen muskulösen Pharynx oder Schlundkopf, einen Mitteldarm und einen Enddarm unterscheiden. Die Zellmasse des Mundkegels bildet eine

[1] Nach Zelinka wird der mediale Raum zwischen den Ventralplatten von einer elastischen Verbindungsmasse ausgefüllt.

direkte Fortsetzung der Hypodermis der Körperwand, die auch die inneren Wände des Schlundkopfes bekleidet. Die Hypodermis wird von der Cuticula bis an die vordersten Partien des Schlundkopfes begleitet. An der Spitze des Mundkegels bildet sie einen Kranz, sogenannte Munddolche, ein bißchen weiter zurück für gewöhnlich einige accessorische Styli und in den obersten Teilen des Pharynx eine chitinöse Krone.

Das centrale Nervensystem besteht nach ZELINKA aus einem Schlundringe, der unmittelbar vor dem ersten Scalidienkranze, zwischen diesem und der Basis des Mundkegels, gelegen ist. Von dem unteren Rande dieses Ringes entspringt ein Bauchstrang, der sich längs der ventralen Mittellinie des Körpers erstreckt und der eine metamere Anordnung der Ganglienzellen besitzt. Das ganze Nervensystem stellt sich als ein sehr primitives Gebilde dar, indem es noch in der Hypodermis liegt und nur ein modifizierter und umgebildeter Teil davon ist[1].

Die Kinorhynchen besitzen ein wohlausgebildetes, aus quergestreiften Fibrillen zusammengesetztes Muskelsystem, in welchem man zwischen den in direkter Beziehung zu dem vorderen Körperende stehenden und seine Bewegungen bewirkenden Muskeln einerseits und den übrigen Körpermuskeln anderseits zu unterscheiden hat. Zu den ersteren gehören die äußeren und inneren Retractoren (ZELINKA 1908, Fig. 3, S. 634, *rde* und *rdi*). Die äußeren Retractoren setzen sich mit ihren vorderen Enden an die Cuticula der Umbiegungsstelle der Hautfalte, die grabenartig das Mundrohr vom Kopfe trennt, die inneren an die Cuticula der Scalidienbasis. Mit den caudalen Enden befestigen sich die Retractoren beider Art eine Strecke weiter nach hinten an die Körperwand. Die Vorwärtsbewegung des Pharynx und des Mundkegels werden durch die Contraction von zehn Protractoren (ZELINKA, l. c. *mpr.*) bewirkt, die an dem hinteren Ende des Pharynx entspringen und oralwärts an der Cuticula, deren Hypodermis in den Nervenring umgewandelt ist, inserieren. Das Hervorstrecken von Kopf und Hals wird jedoch auf eine mehr indirekte Weise geleitet, und zwar durch dorsoventrale Muskeln, die bei ihrer Contraction die Ventralplatten

[1] Eine von diesen Beobachtungen abweichende Auffassung wird von SCHEPOTIEFF ausgesprochen. Nach diesem Verfasser besteht das Gehirn aus einem »Cerebralganglion, das über dem Oesophagus liegt und zwei kurzen Seitencommissuren«. In dem medialen Ventralstrange konnte er weiter eine segmentale Aufteilung nicht finden. Obwohl mein Material nicht ganz tadellos fixiert ist, kann ich doch die Richtigkeit der von ZELINKA gemachten Beobachtungen betreffs des Gehirns in allen Punkten bekräftigen. Über die segmentale Natur des Bauchstranges dagegen kann ich nichts Sicheres angeben.

den Tergalplatten nähern und dadurch die in der Leibeshöhle eingeschlossene Flüssigkeit nach den vorderen Partien des Körpers in Bewegung setzen.

Der Bau der Excretionsorgane der Kinorhynchen wurde zum erstenmal von REINHARD (1885) dargestellt, eine Entdeckung, deren Richtigkeit etwa zehn Jahre später durch eingehendere Untersuchungen ZELINKAS bestätigt wurde. Nach diesen beiden Forschern sind die Kinorhynchen mit Protonephridien versehen. Nach ZELINKA bestehen die Protonephridien aus zwei relativ kurzen, jederseits des Darmes gelegenen, vorwärts blind geschlossenen Schläuchen, in denen die Flimmerung durch mehrere (3—4) hintereinander folgende Geißeln besorgt wird. Die Organe erstrecken sich über das zehnte und elfte Segment, wo ihre Ausführungsgänge an der Dorsalplatte, nahe der Einlenkung der Ventralplatten, nach außen führen. »Außer in diesen Protonephridien gibt es keine Flimmerung im Körper der Echinoderen.« Entgegen diesen Beobachtungen stehen die Angaben SCHEPOTIEFFS, nach denen die Kinorhynchen drei Protonephridienpaare besitzen. Welche von diesen beiden Behauptungen die richtigere ist, habe ich durch eigene Untersuchungen nicht entscheiden können. In einer späteren Arbeit (1908) hält jedoch ZELINKA an seiner früher ausgesprochenen Ansicht fest, und zwar spricht er den von SCHEPOTIEFF beschriebenen Gebilden jede protonephridiale Natur ab, indem er sie vielmehr zum größten Teil als reine Kunstprodukte deutet. Die echten Protonephridien sollte SCHEPOTIEFF überhaupt nicht gesehen haben.

Die Kinorhynchen sind getrennt geschlechtlich, mit nur schwach ausgeprägten äußeren Verschiedenheiten zwischen Männchen und Weibchen. Ihre Geschlechtsorgane stellen paarige Gebilde vom einfachsten Bau dar, von denen je eines jederseits des Darmes liegt, und die am letzten Hautringel mit zwei bauchwärts gelegenen, den Seitenrändern genäherten Öffnungen münden.

Nach diesem summarischen Überblick wollen wir untersuchen, inwiefern die Kinorhynchen in ihrem Bau mit der *Halicryptus*-Larve Übereinstimmungen zeigen, und in diesem Vergleich auch die Verhältnisse beim geschlechtsreifen Wurme von *Halicryptus* und *Priapulus* berühren.

Wer einmal eine lebendige *Halicryptus*-Larve gesehen hat, wird unbestritten durch die bedeutenden Ähnlichkeiten in Bewegung und rein äußerer Erscheinung, die dieselbe mit einem Kinorhynchen zeigt, frappiert; eine Ähnlichkeit, die durch die relativ unbedeutende Verschiedenheit der Größe noch mehr hervorgehoben wird. An beiden

kann man dieselben in morphologischer Hinsicht einander gleich würdigen Körperabschnitte unterscheiden, und zwar einen Mundkegel, danach einen sphärischen Kopf, der mit mehreren Kränzen langer, kräftiger Stacheln bewaffnet ist, einen Hals und endlich einen gepanzerten Rumpf, in den die vorderen Körperpartien zurückgezogen werden können. Das Umherkriechen auf dem Boden wird hauptsächlich in derselben Weise durch ein wechselseitiges Hervorstrecken und Zurückziehen des vorderen Körperendes bewirkt, wobei die Stacheln sich gleich Widerhaken an die umherliegenden Gegenstände stemmen. Schwimmende Bewegungen mit Cilien kommen gar nicht vor.

Ein besonderes Interesse beanspruchen die Mitteilungen, die uns ZELINKA über die Häutung der Kinorhynchen gegeben hat. Sowohl bei diesem Tiere als bei der Larve des *Halicryptus* ist der Körper von einer zusammenhängenden Cuticulahaut, die in den hinteren Körperregionen zu einem Panzer verdickt ist, bekleidet. Die Entwicklung der Kinorhynchen ist nun mit einer Art Metamorphose verbunden, wobei die Larvenhaut mehrmals gewechselt wird, in dem Maße, wie die zunehmende Körpergröße ein geräumigeres Kleid nötig macht. ZELINKA sagt hierüber folgendes: »Die Häutung der Echinoderen besteht nun in einem Abwerfen der gesamten Larvenhaut und betrifft ebensosehr den Mundkegel wie die Scalidien als alle andern Körperanhänge. Die neuen Dolche am Mundkegel, die aus der alten Umhüllung herausgezogen werden, sind für das eingeschlossene und die Larvenhaut verlassende Tier zum Zweck des Durchbruches wertvolle Werkzeuge und werden kräftig gebraucht ...« Wir finden hier also ganz dieselben Erscheinungen wie bei der von mir früher beschriebenen Häutung der *Halicryptus*-Larve wieder.

In allen diesen Punkten herrscht also eine auffallende Übereinstimmung zwischen *Halicryptus*-Larve und Kinorhynchen. Es muß jedoch schon jetzt bemerkt werden, daß der Panzer der Kinorhynchen durch eine deutliche Segmentierung und damit zusammenhängende Biegbarkeit bedeutende Verschiedenheiten von der gleichen Bildung der *Halicryptus*-Larve zeigt. Wir kommen auf diese Verhältnisse im folgenden zurück.

Wir gehen jetzt zur inneren Anatomie über.

Unter der Cuticula trifft man sowohl bei Kinorhynchen wie bei den Priapuliden eine dünne Hypodermis an. Danach folgt bei diesen eine Ring- und Längsmuskelschicht, deren Homologisierung mit der Körpermuskulatur der Kinorhynchen doch recht großen Schwierigkeiten unterworfen ist. Eine echte ringförmige Muskulatur kommt hier

nur in der Halsregion vor, und die Muskulatur des Rumpfes besteht zum Teil in einzelnen dorsalen und ventralen Längsbändern, zum Teil zeigt sie eine metamere Anordnung in sogenannten schiefen und dorsoventralen Muskelbündeln (Fig. 2, S. 633 und Fig. 6, S. 636). Diese befestigen sich in zwei lateralen Längsreihen geordnet mit je einem Bündel an zwei nebeneinanderliegende Panzersegmente und sind als Längsmuskeln zu betrachten. Die dorsoventralen Muskeln halte ich dagegen für umgewandelte ringförmige Muskeln. Die betreffenden Muskeln erstrecken sich, zwei in jedem Segmente, von den mittleren Seitenpartien der Tergalplatten zu der Gegend der medialen Ränder der Ventralplatten, haben einen schwach wellenförmig gebogenen Verlauf und dienen dazu, die Ventralplatten an die Tergalplatten zu nähern. Es scheint mir nun nicht ganz undenkbar, daß diese zwei dorsoventralen Muskeln eines Segments einmal bei schwächer gepanzerten Vorfahren der Kinorhynchen einen geschlossenen Ring gebildet haben. Mit der Ausbildung des Panzers wurde der Ringmuskel teilweise ohne Bedeutung für das Tier und erlitt eine partielle Reduktion. Nur in den lateralen Partien des Körpers wurden sie erhalten, dort aber von der Körperwand in allen Punkten mit Ausnahme ihrer Insertionsstellen abgelöst.

Es ist ganz auffallend, daß die metamere Anordnung und allgemeine Ausbildung der Körpermuskulatur der Kinorhynchen im intimsten Zusammenhang mit dem Vorkommen eines segmentierten Panzers und dessen fester Verbindung mit der übrigen Körperwand steht. Bei der *Halicryptus*-Larve ist dagegen, wie wir gesehen haben, die Körperwand vom Panzer beinahe unabhängig, und hierin findet man auch eine genügende Erklärung dafür, daß ihre Körpermuskulatur beinahe völlig jener des Erwachsenen gleicht.

Eine sehr gute Übereinstimmung zeigen die Kinorhynchen und Priapuliden im Bau des centralen Nervensystems. Sowohl bei diesen wie bei jenen liegt dasselbe noch in der Hypodermis und zeigt hierdurch besonders primitive Verhältnisse. Es besteht bei beiden aus einem Schlundring, der im Kopfe, und zwar in dem Boden einer grabenförmigen Einsenkung zwischen Kopf und Mundkegel, liegt, und einem ventral von diesem Ring entspringenden Bauchstrang, der mit einer gangliösen Anschwellung in dem hintersten Körperende abgeschlossen wird. Der Bauchstrang der Kinorhynchen zeigt nach Zelinka eine Aufteilung in mehrere nacheinander folgende Anhäufungen von Ganglienzellen, eine für jedes Panzersegment. Eine ähnliche metamere Anordnung der nervösen Elemente des Bauchstranges kommt zwar in dem gepanzerten

Teil des Larvenkörpers von *Halicryptus* nicht zur Erscheinung, tritt aber nach durchlaufener Metamorphose in der ganzen Länge des Bauchstranges mit voller Deutlichkeit hervor. Sie wird ganz einfach dadurch hervorgerufen, daß die Cuticula sich in ringförmige Falten legt, und da diese Falten ziemlich tief in die unterliegende Körperwand hineindringen, teilen sie die Ringmuskelschicht in ebenfalls ringförmige Bündel auf. Für jeden solchen Muskelring bekommt nun der Bauchstrang eine reichere Anhäufung von Ganglienzellen. Am deutlichsten habe ich diese Metamerie an Flächenschnitten durch den Bauchstrang von jungen *Halicryptus*, die nach BIELSCHOWSKYS Verfahren behandelt worden waren, beobachtet.

Im Bau des Darmes haben beide gemeinsam die terminale Lage des Mundes und des Afters, einen angeschwollenen Schlundkopf, einen Mitteldarm und einen kurzen Enddarm. Der Darm bildet ein gerades Rohr in der Längsachse des Körpers, und zwar liegt er von der Wand der Leibeshöhle völlig frei, indem er an derselben durch keine Mesenterien befestigt wird. Der Schlundkopf wird von radiär ausstrahlenden Muskelfasern durchzogen und ist an den inneren Wänden von der Hypodermis bekleidet. Chitinöse Bildungen im Dienst der Verdauung kommen darin bei den Priapuliden in der Form spitziger Zähne rings um seine ganze Innenfläche, bei den Kinorhynchen als eine Chitinkrone am oberen Ende des Schlundkopfes vor.

Ein unwesentlicherer Differenzpunkt kommt dadurch zustande, daß die Kinorhynchen mit einem Kranze von Speicheldrüsen an der Grenze zwischen Schlund und Mitteldarm versehen sind, deren Homologon ich bei den Priapuliden nicht wiederfinden konnte.

Eine genauere Darstellung über die Organisation des Urogenitalapparates der Priapuliden wird zum erstenmal von SCHAUINSLAND gegeben. Abbildungen kommen jedoch in seiner Arbeit nicht vor. Eine Zeichnung von den Protonephridien der Gattung *Halicryptus* findet man erst in der späteren Arbeit von MOLTSCHANOW. Diese Figur ist zwar ziemlich naturgetreu, nur die Geißeln der Solenocyten ragen bedeutend länger in die Excretgänge hinein, als vom Verfasser angegeben wird.

Wie bekannt, bilden die Excretionsorgane der Priapuliden zwei längliche, vorwärts blind geschlossene Schläuche, die vermittels Mesenterien an den lateralen Wänden der Leibeshöhle befestigt sind, und die mit je einem Porus seitlich vom After nach außen münden. An den von den Mesenterien freien Wänden der Schläuche bemerkt man vier bis fünf kleine büschelförmige Gebilde, die mit größeren oder kleineren

Zwischenräumen an diesen befestigt sind und eine von vorn nach hinten abnehmende Größe zeigen. Jedes Büschlein wird von einem System abführender Kanäle und einer großen Zahl dicht aneinandergedrängter birnenförmiger Zellen, die in variierender Zahl (3—5) an den peripheren Verzweigungen der Excretionskanäle sitzen, gebildet. Die birnenförmigen Zellen sind kleine Solenocyten, die aus den am meisten distalen Zellen der excretführenden Gänge hervorgegangen sind. Ihr Kern und das körnerreiche Protoplasma sind in das eine Ende der Zelle zurückgedrängt und ihre übrigen Teile sind in einen hohlen Stiel, in dem eine sehr lange Geißel herabhängt, ausgezogen. Bei jungen Tieren ragen die Geißeln von den den Excretschläuchen am nächstliegenden Solenocyten sogar in diese hinein.

Betrachtet man nun die Kinorhynchen, so begegnet man allerdings auch hier paarigen Protonephridien, die beiderseits des Darms gelegen sind, die aber in der übrigen Organisation einen viel einfacheren Bau als jene der Priapuliden zeigen. Die Verschiedenheit der beiden Protonephridientypen ist jedoch nicht größer, als daß man sich die Entwicklung des *Halicryptus*-Protonephridium aus demselben Gebilde der Kinorhynchen ohne größere Schwierigkeiten vorstellen kann. Man denke sich nur einen kräftigeren Zuwachs und eine kanalförmige Ausbuchtung der durch eine reichere Anhäufung der Zellkerne ausgezeichneten Befestigungsorte der Flimmerzungen an den Blindschläuchen der Kinorhynchen, weiter eine fortgesetzte Verzweigung dieser Ausbuchtungen, in denen gleichzeitig immer neue Geißeln auftreten und man erhält zuletzt denselben Protonephridientypus wie bei *Halicryptus*.

Die Excretionsorgane vom *Halicryptus* münden, wie schon genannt, jenseits des Afters. Bei den Kinorhynchen dagegen machen die Ausführungsgänge (nach Zelinka), an der Mitte des elften Segments angekommen, eine scharfe Biegung nach außen und münden hier an den Seiten der Tergalplatte, also ziemlich weit vom After entfernt. In diesem Falle liegt eine recht wesentliche Verschiedenheit zwischen Priapuliden und Kinorhynchen vor, eine Verschiedenheit, die noch deutlicher in dem Verhältnis der Genitalorgane zum Excretionsapparat hervortritt. Zwar sind beide getrennt geschlechtlich und besitzen paarige Ovarien und Hoden, deren Ausführungsgänge terminal an beiden Seiten des Afters münden, da aber die Geschlechtsorgane der Kinorhynchen von den Protonephridien völlig unbhängig sind, werden die beiden Organe bei den Priapuliden zu einem gemeinsamen Urogenitalapparat zusammengeschlossen, indem die Produkte der Geschlechtsdrüsen und

Excretzellen in denselben schlauchförmigen Gang entleert werden. Möglicherweise sollte man sich dieses Verhältnis der Priapuliden als das Resultat einer sekundären Vereinigung der beiden Organsysteme, die bei ihren Vorfahren voneinander noch getrennt nach außen mündeten, denken können. Inwiefern eine solche Vermutung berechtigt ist, wollen wir jetzt aus der Embryologie der Geschlechtsorgane zu bestimmen suchen.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, fungieren die zwei neben dem After mündenden Schläuche der *Halicryptus*-Larve ursprünglich nur als die ausführenden Teile der Solenocyten und übernehmen erst in zweiter Linie, wenn das Tier nach durchlaufener Metamorphose eine recht bedeutende Größe bekommen hat, auch die Leistung von Eiern und Sperma. Die erste Entstehung der Genitalorgane wird nun von SCHAUINSLAND, dem einzigen Verfasser, der bisher etwas über diese Verhältnisse geschrieben hat, in folgender Weise geschildert. »Sobald die Würmer eine Größe erlangt haben, bei der die Produktion von Eiern und Sperma beginnt, fangen die beiden großen Schläuche dort, wo sich das Mesenterium an sie ansetzt (also gerade entgegengesetzt der Seite, von der die Excretionskanälchen abtreten), zunächst kleine Falten zu bilden an, welche dann weiter in das Mesenterium hineinwachsen, und aus denen schließlich kleine Schläuche werden, welche bei den weiblichen Tieren meistens unverzweigt bleiben, bei den männlichen dagegen bald eine sehr lebhafte Verästelung erleiden.

Aus dem Epithel dieser Schläuche werden nun die Geschlechtsprodukte gebildet; aus ihm entstehen sowohl die Eier als auch das Sperma und nicht etwa aus dem Epithel des Mesenteriums«.

Die Bildungsweise der Excretschläuche der Priapuliden ist noch immer eine offene Frage, wir wissen ja nicht einmal, ob sie ecto-, ento- oder mesodermale Gebilde darstellen. Aus dem Überblick MEISENHEIMERS über die neuere Forschung hinsichtlich des Baues der Excretionsorgane der wirbellosen Tiere bekommt man freilich den Eindruck, daß die Protonephridien der Würmer meistens ectodermaler Herkunft sind, was dafür sprechen würde, daß auch die Excretschläuche von *Halicryptus* aus dem Ectoderm stammten. Die embryologischen Angaben sind jedoch leider allzu spärlich und unsicher, als daß man daraus ein allgemeines Gesetz aufstellen könnte; so wissen wir z. B. nichts Sicheres über die Anlage der Solenocyten von *Phyllodoce*.

Die von SCHAUINSLAND behauptete Entstehungsweise der Geschlechtszellen aus dem Epithel der Excretschläuche und nicht aus

dem Mesoderme, wie man erwarten sollte, ist jedenfalls besonders dazu geeignet, die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken. Ich muß in allen Punkten die Untersuchungen SCHAUINSLANDS bekräftigen. Die Anlage der Geschlechtsorgane von *Halicryptus* zeigen sich zum erstenmal, wenn das Tier schon eine Größe von mehr als 1 cm erreicht hat, und zwar ganz in der von SCHAUINSLAND oben referierten Weise, als kleine hohle Epithelsprößchen, die von der Wand des Schlauches in das Mesenterium hineinragen. Sie wachsen bald zu parallel angeordneten und schief nach vorn gerichteten Kanälen aus, in deren Wänden man schon während ihres Vordringens in dem Mesenterium kleine Gruppen von Zellen, die in Größe und Färbbarkeit von den übrigen Epithelzellen scharf unterscheidbar sind, erblicken kann. Diese Zellgruppen stellen das erste Keimepithel dar, und aus ihnen finden die Eier und das Sperma des geschlechtsreifen Wurmes durch weitere Entwicklung ihren Ursprung.

Der Verdacht liegt ja sehr nahe, daß die Keimzellen sich in Wirklichkeit von den umherliegenden Mesenterialzellen herschreiben, und daß diese

Fig. 15.

A einer der beiden Urogenitalschläuche eines jungen *Halicryptus* mit Gruppen von Solenocyten und hervorsprossenden Genitalgängen; *B* und *C* Längsschnitte durch die distalen Enden von zwei Genitalgängen. *C* stellt ein früheres, *B* ein älteres Stadium dar. *So*, Solenocyten; *G*, Genitalgänge: *M*, Mesenterium; *K*, Keimzellen; *Mz*, Mesenteriezellen.

also sekundär in die Wände der Kanäle eingeschoben sind. Es scheint mir sehr schwer, die Sache durch direkte Beobachtung zu entscheiden. Meine Präparate sprechen jedoch gar nicht für eine solche Annahme. Da SCHAUINSLAND keine Abbildungen gegeben hat und die nach seiner Beschreibung von DELAGE und HEROUARD wiedergegebenen schematischen Figuren sehr mangelhaft sind, füge ich hier einige eigene Abbildungen bei (Fig. 15).

Die Ontogenie spricht also gar nicht für eine sekundäre Verbindung der Protonephridien und der Geschlechtsorgane miteinander, diese stehen ja vielmehr vom ersten Anfang an mit den beiden Excretschläuchen in innigster Verbindung. Vielleicht darf man jedoch nicht den embryologischen Fakta das entscheidende Recht geben. Schon das Verhältnis, daß die Keimzellen aus dem Epithel der Excretschläuche hervorzugehen scheinen, ist eigenartig und dürfte zusammen mit dem späten Auftritt der Geschlechtsorgane darauf hinweisen können, daß es sich sowohl hier, wie in so vielen andern Fällen, um eine abgekürzte und veränderte Entwicklung handelte, das heißt um eine Entwicklung, die in ihrem Verlauf keine wahre Wiederholung der phylogenetischen Verhältnisse gebe, sondern unter Auslassung einiger ursprünglicher Stadien vereinfacht wäre.

Jene Muskeln, deren Contraction die Bewegungen des vorderen Körperendes direkt bewirkt, zeigen bei Kinorhynchen und Priapuliden in der Anordnung und Insertion große Übereinstimmungen. Die äußeren und inneren Retractoren der Kinorhynchen haben in den kurzen und langen Retractoren der Priapuliden ihr Homologon. Sowohl diese wie jene inserieren mit ihrem vorderen Ende an der Körperwand, und zwar in unmittelbarer Nähe des Schlundringes, mit dem caudalen Ende an der Innenseite der Leibeshöhle weiter nach hinten. Auch die Vorwärtsbewegung des Schlundkopfes wird in beiden Gruppen in derselben Weise bewirkt; bei den Kinorhynchen durch zehn, bei den Priapuliden durch sechs bandförmige Muskeln, die an dem hinteren Ende des Schlundkopfes entspringen und mit den entgegengesetzten Enden ebenfalls an der Körperwand neben dem Schlundringe inserieren. Zu den langen Retractoren längs dem Darme der Priapuliden findet man keine entsprechenden Gebilde bei den Kinorhynchen. Wie bekannt, mangeln doch auch dem geschlechtsreifen *Halicryptus* diese Muskeln völlig.

Die Leibeshöhle der Priapuliden wird sowohl gegen die Körperwand als den Darm und die Urogenitalorgane von einem sehr dünnen peritonealen Überzug begrenzt. Sie besitzen also eine echte Leibes-

höhle oder Cölom. Alle Versuche, ein Peritoneum in der Leibeshöhle der Kinorhynchen zu entdecken, sind dagegen bis jetzt umsonst gewesen. Insofern also nicht eine erweiterte Kenntnis von der Entwicklung der Kinorhynchen die Sache in eine andre Beleuchtung stellt, muß man ihre Leibeshöhle als eine primäre bezeichnen. Ich halte diesen Unterschied für einen der wesentlichsten Differenzpunkte in dem Bau der Kinorhynchen und Priapuliden. Ein jeder muß nämlich zugeben, daß diese durch den Besitz einer echten Leibeshöhle ein in phylogenetischer Hinsicht späteres und höherstehendes Stadium als jene repräsentieren.

Weniger Bedeutung schreibe ich dem Verhältnis zu, daß die Körperwand der Kinorhynchen in dem Rumpf eine segmentale Aufteilung zeigt. Die gänzliche Abwesenheit jeder Sonderung der Leibeshöhle durch Querwände in den Rumpfsegmenten entsprechenden Räumen zusammen mit dem einheitlichen Bau der Excretions- und Genitalorgane spricht aufs deutlichste dafür, daß die Segmentierung der Kinorhynchenkörper kein ursprünglicher Charakter ist. Schon früher wurde bemerkt, daß jene Metamerie, die in der Anordnung der Körpermuskulatur und der Ganglienzellen des Bauchstranges zum Ausdruck kommt, als eine sekundäre, und zwar in Zusammenhang mit der Ausbildung des Panzers stehende Erscheinung zu betrachten ist.

Man möchte sich gern vorstellen wollen, daß der Körper der Kinorhynchen einmal mit einer dünneren und unsegmentierten Cuticula bedeckt war. Allmählich wurde diese dann in den hinteren Partien des Körpers verdickt, und damit dieser Körperteil seine Beweglichkeit nicht gänzlich verlieren sollte, nötigte gleichzeitig die Muskulatur der Körperwand durch ihre Contractionen die Cuticula, sich in Falten zu legen. Die Falten treten an denselben immer mit regelmäßigen Abständen auf einander folgenden Punkten der Haut auf, und hiermit war der erste Grund zu einer bestehenden Segmentierung gelegt. Durch stärkere Verdickung der zwischen den Falten gelegenen Flächen der Cuticula erhielt der Panzer in der Hauptsache sein jetziges Aussehen, und die Muskeln der Körperwand sonderten sich immer deutlicher in metameren Bündeln ab. Die mangelhaften Mitteilungen, die wir über die Entwicklung der Kinorhynchen besitzen, bestätigen insofern diese Vermutung, daß alle Verfasser, die hierüber geschrieben haben, wenigstens in den Punkten einig sind, daß die Larven der Kinorhynchen eine viel dünnere und weichere Cuticula als die der geschlechtsreifen Tiere besitzen. Über die Art der Segmentierung gehen jedoch ihre

Meinungen weit auseinander, denn nach Schepotieff ist dieselbe bei jungen Tieren viel undeutlicher als bei erwachsenen Würmern; nach Zelinka dagegen so deutlich, »als sie bei weichhäutigen Formen überhaupt sein kann«. Die Metamorphose besteht nach diesem Verfasser außer der Ausbildung des Panzers nur darin, daß die Zahl der Segmente von 11 auf 13 steigt, wobei die später zukommenden Segmente sich vor dem Endsegmente einschieben.

Wenn man also hauptsächlich der Beschaffenheit der Leibeshöhle und der darin eingeschlossenen Organe zufolge die Segmentierung der Körperwand der Kinorhynchen als eine sekundäre Erscheinung betrachten muß, verliert dieselbe bei der Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Tiergruppe nicht wenig an Bedeutung. Dies ist für die Vergleichung mit den Priapuliden von Bedeutung, denn auch bei diesen Tieren vermißt man alle Spuren eines metameren Baues der inneren Anatomie, und die schwache Ringelung der Körperwand des geschlechtsreifen *Halicryptus* und *Priapulus* bezieht sich, wie ich schon gezeigt habe, nur auf die Cuticula und die Ringmuskelschicht derselben. Auf die auffallende Verschiedenheit in der Konstruktion des Panzers der Kinorhynchen und der *Halicryptus*-Larve habe ich schon früher die Aufmerksamkeit gelenkt. Diese besitzen ja einen Panzer, der z. B. jede Spur eines metameren Baues entbehrt, während bei jenen dagegen dasselbe Gebilde in mehrere, durch dünnere Cuticula miteinander beweglich verbundene Segmente geteilt ist. Allzu großes Gewicht darf man jedoch, meiner Ansicht nach, nicht auf diese Verhältnisse legen. Man denke nur an die kolossale Variation im Bau des Panzers, die man innerhalb der zahlreichen Gruppe der Rotatorien findet — einer Gruppe, mit der die Kinorhynchen von den meisten Verfassern als nahe verwandt bezeichnet werden. Man trifft hier alle Übergänge von den ursprünglichen Bodenformen (Notommatiden), wo die Cuticula noch hyalin, dünn und in mehrere ungefähr gleich große, voneinander deutlich abgesetzte Segmente geteilt ist, bis zu Formen, wo die ursprünglich getrennten Stücke zu einem unbeweglichen Panzer mehr oder wenig vollständig zusammengeschmolzen sind. Dieser besitzt eine sehr variierende Gestalt, so haben z. B. einige Arten einen fast röhrenförmigen Panzer (*Rattulus*, *Dinocharis*), in den die Radscheibe und der Fuß zurückgezogen werden können, andre (*Notops*, *Gastroschiza*) einen aus einem Rückenschild und zwei Lateralschildern, die aneinander genähert und voneinander entfernt werden können, bestehenden Panzer oder zwei in der Rückenlinie verbundene Seitenschilde, die gleich der

Schale der Ostracoden den Körper umfassen (*Colurus*). Ja sogar ganz denselben Panzertypus wie bei der *Halicryptus*-Larve findet man in den zwei Familien Euchlanidae und Cathypnidae wieder. Der Panzer ist nämlich hier aus einer Dorsal- und Ventralplatte zusammengesetzt, und zwar sind diese an ihren Längsrändern mit weichen lateralen Chitinmembranen verbunden, was eine Näherung oder Entfernung der beiden Platten in horizontaler Richtung ermöglicht. Die Rotatorien liefern also betreffs der Cuticulabekleidung in ihrer Gruppe sowohl für die weiche, segmentierte Cuticula der Kinorhynchen-Larve als für die Panzer der *Halicryptus*-Larve Platz und zeigen ferner deutlich, daß der Übergang von dem einen Typus zu dem andern trotz scheinbar großer Verschiedenheiten kein undenkbarer ist.

Betreffend das Verhältnis, daß die Cuticula bei den Kinorhynchen sich an die unterliegende Hypodermis schmiegt, während bei der *Halicryptus*-Larve die Verbindung zwischen Körperwand und Cuticula durch eine Füllmasse vermittelt wird, kann ich nur die Vermutung aussprechen, daß die Cuticula auf einem früheren Entwicklungsstadium noch weicher ist, dicht an der Körperwand liegt und erst später davon zum Teil abgelöst wird, wobei die genannte Masse auf diese oder jene Weise ausgebildet wird.

Interessant sind übrigens die Beobachtungen ZELINKAS bei den Kinorhynchen, daß die rechtwinklig nach innen umgeschlagenen Ränder der Ventralplatten durch eine »dehnbare, elastische, cuticulare Abscheidung« verbunden sind. Wenn die dorsoventralen Muskeln durch ihre Contraction die Ventralplatten gegen die Dorsalplatte ziehen, werden die medialen Ränder der Ventralplatten voneinander gezogen, indem sie einen dorsalwärts offenen Winkel miteinander bilden. Die natürliche Folge hiervon ist, daß die elastische Verbindungsmasse hierbei ausgedehnt wird, sich aber bei der Erschlaffung der Muskeln wieder zusammenzieht. Sie hat also dieselbe Funktion und dieselben Eigenschaften, wie die von mir bei der *Halicryptus*-Larve beschriebene Verbindungsmasse zwischen Panzer und Körperwand, indem sie dazu dient, die im Zusammenhang mit dem Ausstoßen und Zurückziehen des Kopfes stehenden Bewegungen zu regeln.

Ein Gegenstück zu der eigenartigen Schalenstruktur an den beiden Panzerscheiben der *Halicryptus*-Larve findet man weder bei den Kinorhynchen noch bei den Rotatorien wieder. Ohne allzu großes Gewicht auf diese Verhältnisse zu legen, ist es doch nicht ganz ohne Interesse, zu erwähnen, daß bei den mit den Rotatorien nahe verwandten Gastrotrichen das Aussehen der Cuticula dieselben Ver-

änderungen wie bei der *Halicryptus*-Larve erlitten hat. Nur bei einigen wenigen Arten (*Ichthydium*) behält die Cuticula ihre ursprüngliche Beschaffenheit als eine völlig glatte und weiche Bekleidung des Körpers. Bei allen übrigen hat sie eine festere Konsistenz und bekommt außerdem eine für die verschiedenen Arten sehr chakteristische Struktur, die gewöhnlich nur aus einfachen, grubenförmigen Einbuchtungen, oft mit schuppenförmig übereinander hervorspringenden Rändern besteht. Diese letzteren können sich als selbständige Gebilde loslösen, wobei sie als lange, nach hinten gerichtete Stacheln erscheinen. Die Gruben und Stacheln zeigen eine regelmäßige, zierliche Anordnung und bekleiden die ganze Oberfläche des Körpers mit Ausnahme der Seitenfelder, der ventralen Flimmerbänder des Kopfschildes und der Endröhre des Schwanzes. Die Übereinstimmung mit der *Halicryptus*-Larve wird außerdem dadurch erhöht, daß die Cuticula fast niemals Zeichen zur Aufteilung in Segmente aufweist; nur bei dem von STOCKES entdeckten *Ichthydium podura* kommt eine Andeutung hierzu vor.

Wir haben jetzt noch die phylogenetische Bedeutung der Kopf- und Caudaldrüsen der *Halicryptus*-Larve zu behandeln.

Fangen wir mit den Caudaldrüsen an, so ist es mehr als zweifelhaft, ob man bei den Kinorhynchen von mit ihnen homologen Organen reden kann. Der Vollständigkeit halber führe ich jedoch eine Beobachtung von SCHEPOTIEFF an (die indessen von keinem andern Verfasser bisher bestätigt worden ist). SCHEPOTIEFF sagt hierüber folgendes: »Ganz unklar bleibt die Bedeutung der paarigen dorsalen einzelligen Drüsen (*Dd*, Fig. 30, Taf. XIX; Fig. 15, Taf. XX.), welche in den hinteren Rumpfgliedern vorhanden sind. Ich konnte dieselben nicht bei allen Individuen wiederfinden. Sie liegen in der Hypodermis, sind schwach färbbar und durchsetzten die Dorsalplatte, auf deren Oberfläche man einen feinen Porus erkennen kann. Vielleicht haben wir es hier mit Gebilden zu tun, die den einzelligen Körperwanddrüsen einer freilebenden Nematode ähnlich sind«. Betreffs der topographischen Lage an den hintersten Rumpfsegmenten wenigstens stimmen diese Drüsen also mit den Caudaldrüsen überein. Ihre Homologisierung mit diesen wird jedoch ebenfalls sehr unwahrscheinlich.

Mit einem größeren Grad von Wahrscheinlichkeit glaube ich in den Klebdrüsen der Rotatorien und Gastrotrichen ein mit den Caudaldrüsen homologes Organ gefunden zu haben. Wie bekannt, kommen diese Drüsen der Trochhelminten in den hintersten Körperpartien vor, und zwar sind sie in ihrer Erscheinung für die Gruppe sehr charakteristische und konstante Gebilde. Zwei an der Zahl, münden diese

mehrzelligen Drüsen an den Spitzen der beiden Anhänge des letzten Segments des Fußes der Rotatorien, bei den Gastrotrichen an den Spitzen ähnlicher Anhänge, die aber hier direkt vom hinteren Körperende entspringen — eine Verschiedenheit, die jedoch dadurch ausgeglichen wird, daß der Fuß bei den ursprünglichsten Rotatorien (Notommatidae) noch nicht vom übrigen Körper deutlich abgesetzt ist, sondern in diesen ohne scharfe Grenze übergeht. Die Klebdrüsen scheiden ein Secret aus, das im Wasser erstarrt, und womit die Tiere sich an die Unterlage befestigen können.

Die Caudaldrüsen der *Halicryptus*-Larve entleeren, wie schon gesagt, ihr Secret durch einen dorsal von dem terminalen After mündenden Porenkanal; bei den Trochhelminten liegt der After dagegen an der Dorsalseite und die Klebdrüse terminal, also ventral im Verhältnis zu diesem. Diese Verschiedenheit verliert jedoch durch eine Vergleichung mit *Priapulus* an Bedeutung. In der obigen Darstellung habe ich gezeigt, daß die Caudaldrüsen der *Halicryptus*-Larve in den warzenförmigen Drüsensammlungen an den letzten Ringeln des Körperendes von *Priapulus* eine homologe Bildung haben. Diese Warzen sind nun in variierender Zahl über die ganze Oberfläche der Ringel, mit Ausnahme der Cuticula über den Bauchstrang zerstreut, und ihre Mündungen liegen also nicht nur an der dorsalen und ventralen Seite des Afters, sondern rings um diese.

Über die Funktion der Caudaldrüsen der *Halicryptus*-Larve habe ich leider keine Gelegenheit zu Beobachtungen gehabt, auch liegen in der Literatur, so weit ich sehen kann, keine solche Angaben für dasselbe Organ vom *Priapulus* vor. Die Funktion mag nun sein welche sie wolle, homologe Organe können, wie bekannt, eine sehr verschiedenartige Funktion haben, so muß man doch zugestehen, daß die Übereinstimmungen in der topographischen Lage für die Homologisierung der Klebdrüsen mit den Caudaldrüsen sprechen. Natürlich hätte ich eine solche Vermutung nicht ausgesprochen, wenn nicht die Priapuliden auch durch andre Charaktere (Verdauungskanal, Panzer) auf die Trochhelminten hinweisen.

Die Reihe kommt jetzt an die Kopfdrüsen. Da diese Drüsen bei *Halicryptus* schon kurze Zeit nach der Metamorphose verschwinden und dazu bei allen übrigen erwachsenen Priapuliden gänzlich vermißt werden, liegt ja der Verdacht sehr nahe, daß sie nur larvale Organe sind, die um ein von der Lebensweise der Larve hervorgerufenes Bedürfnis zu erfüllen, ausgebildet werden. Man könnte sich indessen auch denken, daß sie eine phylogenetische Bedeutung besaßen, in welchem

Falle sie als rudimentäre Organe, die bei der Larve im Dienste der Anheftung an die Unterlage stehen, zu betrachten sind, — sei es, daß dieses ein ursprüngliches Verhältnis oder eine sekundäre Erscheinung ist.

Um diese Fragen zu beleuchten, wollen wir prüfen, ob man bei den von mir vermuteten Anverwandten der Priapuliden, d. h. bei den Kinorhynchen und Trochhelminten, mit den Kopfdrüsen in Bau und Lage übereinstimmende Organe finden kann. Angaben darüber, daß die letzten Scalidienkränze mit Drüsen in Verbindung stehen, liegen in der Literatur nicht vor. Dagegen beschreibt ZELINKA eine Drüse, die ein wenig mehr caudalwärts liegt, und die in dem vierten Segment durch zwei »Klebröhren« an der Ventralseite des Körpers mündet. Er sagt in seiner Kritik über SCHEPOTIEFF wie folgt: »Es stellt wohl eine einzellige Drüse, die Klebdrüse, vor, die wohl bei der Begattung eine Rolle spielen wird. Sie ist ein Derivat der Hypodermis. Je nach ihrer augenblicklichen Entwicklung reicht sie mehr oder minder gegen den Rücken zu«. Es ist nicht ganz undenkbar, daß diese Drüse ohne die von ZELINKA vermutete Bedeutung für die Begattung auch als ein Anheftungsorgan, womit das Tier sich bei Bedürfnis an dem Boden befestigt, Dienst tut, und zwar spricht hierfür ihre Lage an der Ventralseite des Körpers. Wenn auch die von ZELINKA gemachte Beobachtung insofern von Interesse ist, daß dadurch offenbar wird, daß die Hypodermis der Kinorhynchen dieselbe Fähigkeit, Klebdrüsen zu entwickeln, besitzt, ist doch die Verschiedenheit hinsichtlich der Lage allzu groß, um die beiden Organe als homologe Gebilde betrachten zu dürfen.

Eine für die Rotation sehr charakteristische drüsenartige Bildung wird von DE BEAUCHAMP unter der Benennung »l'appareil retrocerebrale« beschrieben. Das fragliche Organ liegt unmittelbar über dem Gehirn. Es besteht aus zwei Loben, einem unpaarigen »Retrocerebralsack« und einer paarigen Subcerebraldrüse, die mit getrennten oder teilweise vereinigten Ausführungsgängen an einer hervorspringenden Partie in der Spitze des Körpers, dorsal von der Mundöffnung münden. Über die Funktion hat der Verfasser keine sicheren Beobachtungen gemacht, spricht aber unter anderm auch die Vermutung aus, daß sie als Anheftungsdrüsen funktionieren. Wie bekannt, liegt es jedoch nicht in der Gewohnheit der Rotatorien, sich mit dem vorderen Körperende zu befestigen. Da aber die Tiere unter anderm auch von Bakterien, die in reichlicher Menge an den Wasserpflanzen vorkommen, leben, könnte man sich auch vorstellen, daß die Drüsen im Dienste der

Nahrungsaufnahme stehen, indem sie ein klebriges Secret, worin Haufen von Bakterien agglutiniert und auf diese Weise leichter aufgenommen werden, nach außen abscheiden.

Eine nähere Vergleichung der topographischen Lage der Kopfdrüsen und des Retrocerebralorgans wird durch den sehr verschiedenartigen Bau des vorderen Körperendes der Rotatorien und Kinorhynchen erschwert. Interessant ist indessen, daß die Drüsen von beiden in dem Körperabschnitte liegen, der durch die dortige Lage des Gehirns und Schlundringes als Kopf bezeichnet wird, und möglicherweise sollte man hierin einen Grund zu der Homologisierung der beiden Organe erblicken können.

Stellen wir so am Schlusse die Hauptpunkte dieser Vergleichung von dem Bau der Kinorhynchen einerseits mit der *Halicryptus*-Larve und den erwachsenen Priapuliden anderseits zusammen, so finden wir als übereinstimmende Charaktere:

Keine Cilien. Der Körper zeigt eine deutliche Aufteilung in Kopf, Hals und Rumpf (erwachsenen Priapuliden mangelt ein deutlich abgesetzter Hals). Der Kopf ist mit mehreren Stacheln, die als Bewegungsorgane beim Kriechen Dienst tun, bewaffnet. Er kann zusammen mit dem Halse in den gepanzerten Rumpf zurückgezogen werden. (Den erwachsenen Priapuliden fehlt ein Panzer, einige Kinorhynchen ziehen den Hals nicht in den Panzer zurück.) Die Häutung findet in gleicher Weise statt. Von übereinstimmendem Bau sind weiter: Nervensystem, Verdauungskanal, Retractoren. Protonephridien kommen in beiden Gruppen vor. Die Tiere sind getrenntgeschlechtlich und die paarigen Geschlechtsorgane münden neben dem After.

Unter den wesentlicheren Verschiedenheiten sind zu nennen: Die Excretionsorgane der Kinorhynchen haben selbständige Ausführungsgänge; dieselben Organe der Priapuliden dagegen gemeinsame Ausführungsgänge mit den Geschlechtsdrüsen. Die Leibeshöhle der Priapuliden wird von einem peritonealen Überzug bekleidet, die Leibeshöhle der Kinorhynchen ist dagegen wahrscheinlich eine primäre.

Die systematische Stellung der Kinorhynchen wird von vielen Verfassern diskutiert, und zwar sind die verschiedenartigsten Ansichten über dieses Kapitel ausgesprochen worden. Eine zusammenfassende Übersicht über die einschlägige Literatur findet man in den Arbeiten von Reinhard (1887) und Schepotieff (1907). Im all-

gemeinen scheint man am meisten dazu geneigt zu sein, die Kinorhynchen in die Nähe der Rotatorien und Gastrotrichen, besonders aber in die Nähe der letztgenannten Gruppe zu stellen (DELAGE und HEROUARD). Einige Verfasser (BÜTSCHLI, HATSCHEK) fassen sogar die Gastrotrichen und Kinorhynchen in einer gemeinsamen Gruppe zusammen. Wenn auch die Metamerie der Kinorhynchen, die ohne Zweifel von mehr oberflächlicher und sekundärer Beschaffenheit ist, kein größeres Hindernis für eine solche Vereinigung mit den Gastrotrichen bildet, finden sich doch im Bau des Nervensystems und in der Abwesenheit von Cilien so bedeutende Abweichungen von den letzteren, daß man am richtigsten tut, wenn man die Kinorhynchen als eine separate Gruppe aufstellt. Anderseits kann man die großen Übereinstimmungen in der allgemeinen Organisation der Kinorhynchen und Gastrotrichen nicht verneinen, was von BÜTSCHLI, SCHEPOTIEFF u. a. betont wird (primäre Leibeshöhle, paarige Protonephridien, Verdauungskanal, Geschlechtsorgane, die Mundhöhle der Gastrotrichen und der Kopf der Kinorhynchen).

Die Kinorhynchen zeigen auch recht bedeutende Übereinstimmungen mit den Nematoden (GREEF u. a.), weshalb sie nach der Ansicht einiger Forscher (DELAGE und HEROUARD) den Übergang zwischen diesen und den Trochhelminten vermitteln. Als für beide Gruppen übereinstimmende Charaktere führt SCHEPOTIEFF folgende an[1]: der Bau der Hypodermis, die Körpermuskulatur wird nur von Längsmuskeln gebildet, das Cerebralganglion (nach ZELINKA ein Schlundring) der Kinorhynchen liegt gleich wie der Schlundring der Nematoden noch in der Hypodermis. Bei beiden Gruppen findet man einen Ventralnerv, der Verdauungskanal ist in eine Mundhöhle, einen Schlundkopf und einen Mitteldarm aufgeteilt. Besonders groß sind die Übereinstimmungen im Bau des Schlundkopfes. Die Leibeshöhle ist bei beiden eine primäre und einzellige Dorsaldrüsen kommen in dem letzten Körpersegmente vor.

Bedeutungsvolle Verschiedenheiten verringern jedoch den Wert der hier aufgezählten Charaktere. Ringmuskeln kommen nach ZELINKA in der Halsregion der Kinorhynchen vor. Die Excretionsorgane weichen in Bau und Lage von den Protonephridien der Kinorhynchen ab, ebenso die Gonaden und der After.

---

[1] Die Verschiedenheiten, die nach SCHEPOTIEFF darin bestehen, daß die Kinorhynchen drei Paare von Protonephridien besitzen sollen, schwinden durch die Untersuchungen von ZELINKA und REINHARD, nach denen nur ein Protonephridienpaar vorhanden ist.

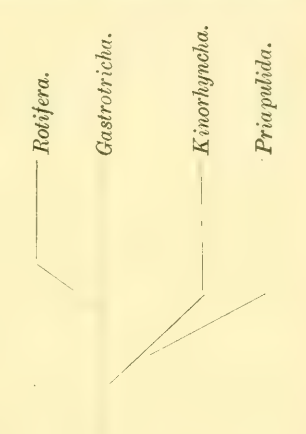
Jeden Versuch, in den Kinorhynchen Übergangsformen zu den Anneliden (Reinhard) oder Arthropoden zu sehen, muß man mit größter Skepsis betrachten. Die Segmentierung ist, wie schon mehrmals hervorgehoben, ein ziemlich oberflächlicher Charakter ohne Übereinstimmung mit der inneren Anatomie. Die von Schepotieff ausgesprochene Behauptung, daß die Kinorhynchen in naher verwandtschaftlicher Beziehung zu den Gordiaceen stehen, eine Behauptung, die sich auf seine Untersuchungen der *Gordius*-Larve gründet, wird von Zelinka allzu eingehend diskutiert und kritisiert, als daß man die Frage hier wieder zur Behandlung aufzunehmen braucht.

Allem nach zu urteilen, ist man also mit Sicherheit dazu berechtigt, die Kinorhynchen in eine abgesonderte Gruppe, die große Übereinstimmungen mit den Trochhelminten, aber auch mit den Nematoden zeigt, zu stellen.

In der vorhergehenden Darstellung habe ich meine früher ausgesprochene Vermutung, daß die Priapuliden in nahe verwandtschaftlicher Beziehung zu den Kinorhynchen stehen, einer kritischen Beurteilung unterworfen. Es muß zugestanden werden, daß die Priapuliden durch den Besitz einer peritonealbekleideten Leibeshöhle und vereinigter Excretions- und Geschlechtsorgane das Zeichen einer phylogenetisch höheren und mehr spezialisierten Organisation geben. Von diesem Gesichtspunkte aus sollte man auch manche äußere Übereinstimmungen der beiden Gruppen, so z. B. die Kopfstacheln, als durch ähnliche Lebensweise hervorgerufene Konvergenzerscheinungen betrachten können. Die innere Organisation zeigt indessen so große Übereinstimmungen, und zwar ist hier das Nervensystem, dem man ja im allgemeinen großen Wert bei der Beurteilung von phylogenetischen Fragen zuzuschreiben pflegt, in erster Linie zu nennen, daß meine früheren Schlüsse nicht unbegründet erscheinen. Ich habe weiter zu zeigen gesucht, daß die *Halicryptus*-Larve in gewissen Punkten, wie im Bau und in der Struktur des Panzers, fast größere Übereinstimmungen mit den Rotatorien und Gastrotrichen, als mit den Kinorhynchen besitzt, eine Ähnlichkeit, die noch mehr erhöht wird, wenn man die Caudaldrüsen der Priapuliden, wie ich vermutet habe, mit den Klebdrüsen der Trochhelminten zu homologisieren berechtigt ist. Chitinöse Bildungen kommen sowohl in dem Kaumagen der Rotatorien (mit Kauladen ausgerüstete Chitinplatten) und in dem Schlundkopf der Priapuliden vor (Chitinzähne). Ein definitives Urteil in diesen phylogenetischen Fragen ist jedoch nicht eher zu fällen, als bis die Entwicklung der Priapuliden in ihrer Gesamtheit vorliegt. Auf die schon vorliegenden

Fakta gestützt, fühle ich mich doch am meisten dazu geneigt, das gegenseitige Verhältnis der Priapuliden, Kinorhynchen und Trochhelminten nach nebenstehendem Schema darzustellen.

Was die Stellung der Priapuliden zu den übrigen Gephyreen betrifft, ist nicht viel über das, was schon von andern Verfassern hervorgehoben worden ist, zu sagen. Die Zusammenstellung der Priapuliden, Sipunculiden und Echiuriden in einer Gruppe Gephyrea (A. de Quatrefages), die den Übergang zwischen Anneliden und Echinodermen vermitteln sollte, hat sich schon lange als mangelhaft gezeigt und wird auch bei verschiedenen Gelegenheiten kritisiert (Delage und Herouard, Hérubel u. a.). Eine Vergleichung des Organsystems der drei Gruppen zeigt allzu durchgreifende Verschiedenheiten, um eine solche Verbindung zu berechtigen, und daß man von manchen Seiten die Gruppe Gephyrea immer noch als solche beibehält, dürfte wohl seinen Grund in den praktischen Schwierigkeiten haben, die Unterabteilungen der Gruppe im System zu plazieren.



Wenn einige Verfasser also den Sipunculiden und Echiuriden ihren richtigen Platz in dem System geben zu können glauben, ist die Stellung der Priapuliden bis jetzt sehr unklar geblieben. de Quatrefages nahm sie (1847) in seine Gruppe Gephyrea auf, und hier finden wir sie dann immerfort zusammen mit den beiden andern Gruppen. In der »Zoologie Concrète« von Delage und Herouard wird mit einer gewissen Reservation die Vermutung ausgesprochen, daß die Priapuliden eine verbindende und vermittelnde Stellung zwischen Sipunculiden und Echiuriden einnehmen. Wie äußerst unwahrscheinlich diese Ansicht in Wirklichkeit ist, geht schon aus einer ziemlich oberflächlichen Vergleichung des Baues der drei Gruppen hervor. Die Tentakeln des Sipunculiden haben bei den Priapuliden kein Gegenstück, der After jener liegt weit nach vorn und dorsal, dieser terminal, die Geschlechtsorgane sind bei jenen eine unpaare Drüse, deren Produkte erst in die Leibeshöhle fallen, von wo sie durch weit nach vorn gelegene Nephridien nach außen gelangen, bei diesen findet man ein geschlossenes Urogenitalsystem mit terminal mündenden Ausführungsgängen. Die Excretionsorgane der Sipunculiden sind typische Nephri-

dien, bei den Priapuliden finden wir Solenocyten usw. Mit den Echiuriden haben die Priapuliden die terminale Lage des Afters übereinstimmend, im übrigen ist die Organisation höchst verschiedenartig, wir brauchen nur das Vorkommen von Borsten, Nephridien (bisweilen mehrere Paare Excretionsorgane bei *Bonellia* [BALZER]), Praeorallappen zu nennen. Am kräftigsten werden diese Verschiedenheiten vielleicht von HÉRUBEL betont. Der genannte Verfasser getraut sich jedoch nicht, die Stellung der Priapuliden zu diskutieren, so lange ihre Entwicklung noch unbekannt ist. Natürlich ist es von großer Bedeutung, daß die früheren Entwicklungsstadien bekannt sind, bevor man die Frage über die systematische Stellung der Priapuliden als vollständig behandelt betrachten darf. Die schon bekannten Larvenstadien sprechen jedoch allzu deutlich gegen jede Herleitung der Priapuliden von segmentierten Formen, speziell von den Anneliden, mit welchen die Sipunculiden und Echiuriden eine unzweideutige Verwandtschaft zeigen, auch findet man in der Larvenentwicklung der letztgenannten Gruppen keine Stadien, die dem Panzerstadium der *Halicryptus*-Larve entsprechen, was die Kluft zwischen den Priapuliden und den übrigen Gephyreen noch mehr erweitert.

Stockholm, im März 1914.

Literaturverzeichnis.

APEL, W., Beiträge zur Anatomie und Histologie des Priapulus caudatus und Halicryptus spinulosus. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLII, 1885.

BALZER, F., Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia. Verh. d. Z. Gesellsch., 22. Vers., 1912.

BEAUCHAMP, P. DE, Recherches sur les Rotifères: les formations tegumentaires et l'appareil digestif. Arch. Zool. Expér. (4). Tome 10. 1909.

DANIELSSEN, D. C. und KOREN, T., Gephyrea. Den Norske Nordhavs Expedition (1876—78). Kristiania 1881.

— Fra den norske Nordhavs-Expedition. (Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 1881.

DELAGE, Y. und HÉROUARD, E., Traité de Zoologie Concrète. Tome V. Les Vermidiens. 1897. Paris.

EHLERS, E., Über die Gattung Priapulus Lam. Zeitschr. f. wiss. Zool. XI. 1861.

— Über Halicryptus spinulosus v. Sieb. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XI. 1862.

GEROULD, The development of Phascolosoma. Archiv. Zool. expérim. et gén. (4) II. Notes et Revues. Nr. 2, 1904.

GRAF, A., Hirudineenstudien. Nova Acta. Abhandl. d. Kais. Leopold.-Carol. deutschen Akad. d. Naturforscher, Bd. 72, 1899.

HATSCHECK, Über Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae. Arb. d. Zool. Station Triest, III. 1880.

HATSCHECK, Über Entwicklung von Echiurus. Arb. aus dem Zool. Inst. in Wien. Bd. VI. 1881.

HÉRUBEL, M. A., Recherches sur les Sipunculides. Mémoires de la Soc. Zool. de France. Tome XX. 1907.

HORST, R., Zur Anatomie und Histologie des Priapulus bicaudatus. Niederländ. Archiv f. zool. Supplement. I. Gephyrea II. 1881.

MEISENHEIMER, J., Die Exkretionsorgane der wirbellosen Tiere. Ergebn. u. Forsch. der Zoologie. Bd. 2. Heft 2. 1909.

MOLTSCHANOW, L. A., Beitrag zur Morphologie und Physiologie der Priapuliden. Bull. de l'Acad. Imp. des Sc. de St. Petersbourg, sér. 6, Tome 2. 1908.

QUATREFAGES, A. DE, Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Roret, Paris. 1865.

REINHARD, W., Kinorhyncha (Echinoderes), ihr anatomischer Bau und ihre Stellung im System. Zeitschr. f. wiss. Zool., XLV, S. 401—468, S. 22—22. 1887.

SALENSKY, Über die Metamorphose des Echiurus. 1—3. Bull. de l'Acad. Imp. des sc. de St. Petersbourg. No. 3. 1908.

SCHARF, R., The skin and nervous system of Priapulus and Halicryptus. Quart. Journ. of Mier. Sc. XXV. 1885.

SCHAUINSLAND, H., Die Excretions- und Geschlechtsorgane der Priapuliden. Zool. Anz., IX. 1886.

— Zur Anatomie der Priapuliden. Zool. Anz., X. 1887.

SCHEPOTIEFF, A., Zur Systematik der Nematoideen. Zool. Anz., XXXI. Bd. 1907.

— Zur Kenntnis der Echinoderiden. Zool. Anz., XXXII. Bd. Nr. 20/21. 1908.

— Die Echinoderiden. Zeitschr. f. w. Zool. LXXXVIII. 1907.

SPENGEL, Die Eibildung, die Entwicklung und das Männchen der Bonellia. Mitteil. Zool. Stat. Neapel, I. 1879.

WESENBERG-LUND, C., Danmarks Rotifera. 1899. Kjøbenhavn.

WILLEMOES-SUHM, R. v., Biologische Beobachtungen über niedere Meerestiere. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXI. 1887.

WINTERSTEIN, H., Handbuch der vergleichenden Physiologie. Bd. II. Zweite Hälfte, 3. Jena 1913.

ZELINKA, C., Die Gastrotrichen, eine monographische Darstellung ihrer Anatomie, Biologie und Systematik. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIX. 1890.

— Über die Organisation von Echinoderes. Verh. deutsch. zool. Gesellsch., IV. Jahrg. 1894.

— Echinoderesmonographie. VI. Jahrg. 1896.

— Zur Kenntnis der Echinoderen. Zool. Anz., XXXII. Bd. Nr. 5. 1907.

— Zur Anatomie der Echinoderen. Zool. Anz. XXXIII. Bd. Nr. 19/20. 1908.



Untersuchungen an parasitischen Flagellaten.

II. Teil.

Die Gattungen Devescovina, Parajoenia, Stephanonympha, Calonympha. — Über den Parabasalapparat. — Über Kernkonstitution und Kernteilung.

Von

C. Janicki,

Privatdozent und Assistent an der Zoologischen Anstalt der Universität Basel.

Mit 17 Figuren im Text und Tafel XIII—XVIII.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Wohl mit zum Anziehendsten, was das Mikroskop dem Zoologen zu enthüllen vermag, gehören die in überwältigender Individuenzahl und in wechselndem Formenreichtum im Enddarm von Termitenarbeitern vorkommenden parasitischen Flagellaten. In einer rötlichen Flüssigkeit suspendiert, mit Holzpartikelchen aller Art durchmengt, bilden sie einen lebendigen Brei zartester Gestalten, die unter nie ruhender, wogender Arbeit ihrer langen Geißeln fortwährend in Bewegung erhalten werden; kaum daß einige wenige Gattungen die Fähigkeit haben, sich zeitweilig an der Darmwandung festzusetzen. Erstaunt fragt man sich, wie finden sie alle ihren Weg, wie bleiben sie unversehrt in dem dichten Getümmel? Aber über diese Fragen hinweg fesselt uns ihr Bau; ist es doch eine einzige Zelle, die hier, geschützt gewissermaßen vor rauher Außenwelt, in einem ihr ohne Zweifel zusagenden Medium die höchsten Triumphe des organischen Gestaltungsvermögens feiert.

Ich bin in der glücklichen Lage, über Parasitenformen aus zwei exotischen Termitengattungen verschiedener Provenienz berichten zu können. Das in vorliegender Abhandlung bearbeitete Material stammt erstens aus *Calotermes castaneus* Burm. in Honolulu, mitgebracht im Jahre 1908 von Prof. F. Silvestri (Portici) und zweitens aus *C.* (*Cryptotermes*) *grassii* Silv. in Iquique (Chile), zugesandt im Jahre 1905 von Prof. De Vescovi. Das wertvolle Material war im Besitz von Prof. B. Grassi in Rom und in dessen Auftrag ist der unter 2) genannte Teil im Jahre 1905 von Frl. Dr. Anna Foà in einem vorläufigem Bericht kurz beschrieben worden; an weiteren Studien wurde Frl. A. Foà durch ihre *Phylloxera*-Untersuchungen verhindert. Während meines Aufenthalts im Laboratorium des Herrn Prof. Grassi ist mir das gesamte Material zur Bearbeitung gütigst anvertraut worden. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Grassi, auch an dieser Stelle herzlichsten Dank! Durch Beschäftigung mit andern Fragen und durch äußere Umstände hatte sich die Fertigstellung der vorliegenden Arbeit leider beträchtlich hinausgezogen.

Bezüglich der Untersuchungsmethoden sei zunächst erwähnt, daß ich nur das hawaische Material in lebendem Zustand in meine Hände bekommen habe; zum Teil war dieses bereits auf Ausstrichpräparaten, die Herr Prof. Silvestri in vorzüglicher Art und Weise besorgt hatte, festgelegt. Vom chilenischen Material standen mir ausschließlich Aus-

strichpräparate und Schnittserien, angefertigt von Frl. A. Foà zur Verfügung. Das lebende Material bestand aus einer Anzahl Termiten, die in einem etwa 20 cm langen Zweigstückchen enthalten waren. Aus besonderer Rücksicht auf das wertvolle Material habe ich die Untersuchung im lebenden Zustand auf das allernötigste beschränkt.

Die angewandten Fixierungs- und Färbemethoden waren die gebräuchlichen. Schaudinnsche, Herrmannsche, Flemmingsche und vom Rathsche Lösung dienten als Fixierungsmittel; gefärbt wurde vor allem mit Eisen-Hämatoxylin, außerdem aber stets zur Kontrolle mit Delafields Hämatoxylin bzw. mit Hämalaun, für Kontrastfärbungen diente Eosin. Die Paraffinschnittmethode, welche in beiden Fällen Verwendung fand, wurde nur für einige spezielle Fragen zu Rate gezogen.

A. Spezieller Teil.

I. Flagellaten aus Calotermes castaneus Burm. (Honolulu).

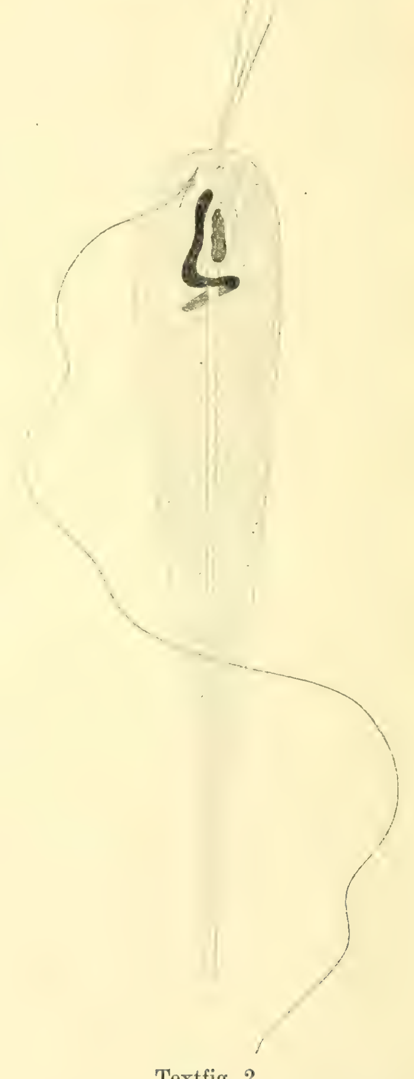
1. Devescovina striata A. Foà, var. hawaiensis Janicki.

Dieser Flagellat, der an Zahl alle übrigen im Termitendarm vertretenen Gattungen bei weitem übertrifft, hat gestreckte Gestalt, vorn mehr oder weniger abgerundet, hinten spitz auslaufend. Der Geißelapparat besteht aus drei nach vorn gerichteten zarten Geißeln und einer starken Schleppgeißel. Die Größe schwankt innerhalb geringer Grenzen und erreicht im Maximum 0,055 mm. Es lassen sich zwei Formen, die ungleich häufig sind, unterscheiden: eine schlankere, sehr gemeine Form (Textfig. 1, 2, S. 576) und eine breitere, welche viel seltener auftritt (Taf. XIII, Fig. 2, 3). Bei dieser letzteren beträgt die Breite etwa die Hälfte der Länge oder mehr und mißt bis 0,025; bei jener ist das betreffende Verhältnis nur etwa 1 : 5 und die Breite beträgt bei gleichbleibender Länge etwa 0,010 mm. Die breiten Formen erscheinen im allgemeinen plumper, indem ihr Hinterende nicht in eine scharfe Spitze ausläuft, sondern stumpf endet. Auch in bezug auf manche innere Organellen zeigen die beiden Formen Unterschiede. Ich fasse die selteneren, dickeren Formen von *Devescovina* einfach als Entwicklungsstadien auf; ich meine, es sind Flagellaten, die eine gewisse Reife erlangt haben und vor der Teilung stehen.

Im lebenden Zustand erscheint oft der Vorderkörper von dem spitzen Hinterkörper deutlich abgesetzt, die Schleppgeißel ist in der aus Textfig. 1 ersichtlichen Lage angebracht. Das im großen und ganzen abgerundete Vorderende bildet im Leben einen zugespitzten

nasenförmigen Fortsatz aus, der die Flagellen trägt, und äußerst lebhafte, gewissermaßen umhertastende Bewegungen ausführt, während die langen Geißeln fortwährend schlagen.

Die Beschaffenheit der Körperoberfläche ist für die Species charakteristisch. Die zarte, aber doch immerhin formbestimmende Pellicula läßt an ihrer äußeren Oberfläche eine Striatur entstehen; diese erstreckt sich nicht kontinuierlich über die ganze Länge des Flagellats, wie etwa bei



Textfig. 1.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki. Nach dem Leben. Vergr. 700.

Textfig. 2.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki. Die vorherrschende »schmale« Form. HERMANNsche Lösung, E.-H. Vergr. 2200.

Lophomonas striata, vielmehr wird sie aus Gruppen von Stäbchen aufgebaut, welche Gruppen sowohl transversal wie longitudinal

aneinanderschließen und die mehr oder weniger wechselnde Verlaufsrichtung der Stäbchen jeder einzelnen Gruppe erkennen lassen (Taf. XIII, Fig. 1). Vielleicht, daß durch wechselnde Anordnung der Stäbchen gewisse Kontraktionsrichtungen des Tierchens sozusagen vorgezeichnet sind, vergleichbar etwa den in verschiedenen Richtungen angeordneten Muskeln, mit dem Unterschied freilich, daß im Fall des Flagellats die Striatur entschieden wohl das passive Element darstellt, bestimmt durch ihre Widerstandsfähigkeit der Kontraktion des im Innern eingeschlossenen Plasmas eine Richtung aufzuzwängen. Die Verteilung der Stäbchengruppen ist aus Fig. 1 ersichtlich; man bemerkt, daß die vorderste Körperpartie keine Striatur aufweist. Im Leben erscheinen die Stäbchen als doppelt konturierte, stark lichtbrechende Gebilde und man gewinnt den Eindruck von ihrer außerordentlichen Zartheit und Vergänglichkeit: beim längeren Beobachten der Tiere in lebendem Zustand wird die Striatur deformiert und löst sich von der Körperoberfläche in Form von unregelmäßig angeordneten feinsten Stäbchen ab. Eine ähnliche Erscheinung habe ich oft bei *Lophomonas striata* beobachtet.

Die gerippte Struktur der Körperpellicula kommt bei Flagellaten an verschiedenen Stellen des Systems vor; mir ist sie bekannt von *Polymastix melolonthae* Grassi, von *Polymastix* spec. Mackinnon und von der schon genannten *Lophomonas striata* Bütschli. Wir finden somit diese Erscheinung in wesentlich übereinstimmender Form in zwei Familien der Ordnung *Polymastigina*, nämlich bei Tetramitidae — wohin die Gattung *Devescovina* gehört (s. w. unten) — und Polymastigidae, sowie ferner unter den Hypermastiginen bei *Lophomonas*. Mackinnon suchte auf Grund einer ähnlichen Ausbildung der Striatur bei *Lophomonas* und *Polymastix* unter Heranziehung auch andrer Merkmale eine Verwandtschaft zwischen den Polymastigidae und Lophomonadidae zu begründen (58). Indessen liegen hier entschieden Konvergenzerscheinungen in bezug auf ein rein äußeres, mit dem eigentlichen Bau des Flagellats nicht zusammenhängendes Merkmal vor und eine systematische Verwertung dieser Eigenschaft erscheint mir ausgeschlossen. Die allgemeine Bedeutung dieses Erwerbs dürfte in einer Verfestigung des Flagellatenkörpers liegen; bei der starren *Lophomonas striata* wird dieses Ziel in viel vollkommenerem Maße als bei *Devescovina* erreicht.

Das Körperplasma ist dichtkörnig und gleichartig in allen Teilen des Tieres; nur in besonderen Fällen, wovon später die Rede sein wird, habe ich wabige Struktur des Plasmas beobachtet. Als Nahrungsein-

schlüsse im Plasma wird Holz gefunden, mitunter recht große Stücke, welche sich durch die ganze Länge des Flagellats hindurchziehen. Bakterien entsinne ich mich nicht als Einschlüsse in *Devescovina* angetroffen zu haben. Gelegentlich findet man in größerer Anzahl anscheinend fettartige, kugelförmige Gebilde von homogener Beschaffenheit im Plasma, vielleicht Umsetzungsprodukte im Stoffwechsel des Flagellats. Dieselben können in einer großen regelmäßig runden Vacuole angesammelt sein, oder sind in beträchtlicher Anzahl im ganzen Mittelkörper des Tieres verteilt. Sie haben Ähnlichkeit mit andern Granulationen, welche ich weiter unten bei *Oxymonas granulosa* beschreiben werde, doch hebe ich besonders hervor, daß diese Gebilde hier bei *Devescovina* nur ganz gelegentlich, mehr ausnahmsweise, angetroffen werden.

Unweit vom vorderen Körperende liegt der längliche Kern eingebettet; seine Gestalt ist länglich-oval bis schwach birnförmig. Im Leben schimmert der Kern nur undeutlich durch, und was ich hier über Kernstruktur mitteile, bezieht sich auf konservierte und gefärbte Präparate. Die Kernmembran hebt sich außerordentlich scharf ab. Typisch für *Devescovina* auf gefärbten Präparaten ist es, daß der Kerninhalt sich öfters mehr oder weniger weit von der Kernmembran zurückzieht. Außer *Stephanonymphasilvestrii* forma minor zeigt kein andres neben *Devescovina* vorkommendes Flagellat die gleiche Erscheinung, im Gegenteil sind die Kerne prachtvoll konserviert. Dieser Umstand hatte mich anfänglich zweifeln lassen, ob die Zurückziehung des Kerninhalts bei *Devescovina* ein Kunstprodukt wäre, und am Leben war eine Nachprüfung leider nicht mehr möglich. Auch auf Schnittpräparaten beobachtet man nicht selten Kerne mit zurückgezogenem Inhalt. Jetzt nehme ich an, daß tatsächlich eine durch Reagentien hervorgerufene Schrumpfung vorliegt, daß aber zugleich eine besondere Disposition im Bau des Kernes, speziell in der Art und Weise wie das Kerngerüst an die derbe Kernmembran anschließt, gegeben ist.

Der eigentliche Kern weist sehr dichte Struktur auf und nimmt Farbstoffe intensiv an. Das Chromatin ist in größeren und kleineren Körnern verteilt; oft sind dieselben sehr ungleichmäßig an einzelnen Stellen des Kernes angesammelt. Ein echtes centrales Karyosom ist nicht vorhanden. Hingegen fällt in den meisten Fällen ein peripher gelegenes, manchmal der Kernmembran dicht angeschmiegtes großes Korn auf, das ich als Binnenkorn bezeichnen will (Taf. XIII, Fig. 4); seltener ist dasselbe vorn, meist hinten am Kern angebracht und läßt sich wohl vergleichen mit dem gleichfalls vorherrschend peripher angebrachten Binnenkorn in den Kernen von *Calonympha* (s. w. unten).

Eine Stütze findet der Kern in dem stark entwickelten, wenn auch zart glashell aussehenden Achsenstab. Der Kern scheint in den vorderen Teil des Achsenstabes gleichsam eingesenkt zu sein (Taf. XIII, Fig. 5); von hier aus zieht der Achsenstab sich allmählich verschmälernd nach hinten, bis er in der Regel vor dem hinteren Kopfende aufhört (Taf. XIII, Fig. 2 und 3). Im Leben kann das Plasma des Tieres sich stark kontrahieren und nach vorn verdichten; alsdann ragt ein großer Teil des Achsenstabes, vielleicht mit einem minimalen Plasmaüberzug, hinten heraus. Zusammengesetzt wird der Achsenstab aus feinsten Fasern, und es hat den Anschein, als ob dieselben nur locker in die Konstitution des voluminösen Achsenstabs eingingen; wenigstens gelingt es nicht mit Eisenhämatoxylin den Achsenstab als Ganzes zu schwärzen, was etwa bei *Lophomonas blattarum*, wo die Fasern dicht zu einem relativ dünnen Stab zusammentreten, leicht erreicht wird. Wie sich die Fasern des Achsenstabs verhalten, nachdem sie den Kern erreicht haben, ist außerordentlich schwer zu verfolgen. Sicher dürfte eine direkte Beziehung von wenigstens einigen Fasern des Achsenstabs zum Blepharoblasten nach Analogie von *Joenia* bzw. *Lophomonas* anzunehmen sein. Andeutungen von einem solchen Verhalten habe ich beobachtet.

Vorn über dem Kern liegt der bereits genannte deutliche rundliche Blepharoblast, an dem man bei geeigneter Differenzierung eine abgrenzende Membran sowie einige wenige mit Eisenhämatoxylin sich färbende Körnchen als Inhalt nachweisen kann (Taf. XIII, Fig. 2, 3, 4 und 7); auch mit Eosin ist der Blepharoblast gut darstellbar. Aus den Blepharoblasten entspringen drei feine, überkörperlange Flagellen. Hingegen steht die nach hinten gerichtete Schleppgeißel mit dem Blepharoblasten nicht in Verbindung; sie scheint selbständig im Plasma aus einem nur schwer nachweisbaren Basalkorn zu entspringen. Die Schleppgeißel ist als ein Bändchen ausgebildet, ihre Länge übertrifft diejenige des Körpers. Unmittelbar neben dem Ursprung der Schleppgeißel, in derselben Richtung wie diese hinziehend, liegt ein noch rätselhaftes Organell, das ich aber provisorisch als Schleppgeißelscheide auffassen will (Taf. XIII, Fig. 2, 3 und 4). Es ist ein cuticulares, gestreckt-hakenförmiges Gebilde, welches, wie mir scheint, den Anfangsteil der Geißel scheidenartig aufnehmen kann und auf die Richtung der Schleppgeißel während der Bewegung von Einfluß sein dürfte. Doch sind, wie gesagt, diese Fragen sehr schwer zu entscheiden. Eigentümlicherweise findet sich diese »Scheide« in fast genau derselben Ausbildung an der Schleppgeißel bei der Gattung *Parajoenia*, welcher Flagellat sonst sehr

abweichend gegenüber *Devescovina* gebaut ist, mit ihr aber stets im gleichen Darm vorkommt. Übrigens kommt das gleiche Organell in ähnlicher Form auch der näher verwandten Gattung *Foaina* zu.

Bereits im Leben läßt sich unterhalb des Kernes ein starker Faden in Spiralform wahrnehmen. Dieser Faden ist von A. Foà zum erstenmal richtig beobachtet und mit dem sogenannten »Collare« von *Joenia* homologisiert worden. Auf fixierten und gefärbten Präparaten erkennt man die Komplikation dieses Organells, das ich Parabasalapparat genannt habe (47). Im vorliegenden Fall besteht der Parabasalapparat in der Hauptsache aus einem langen Schlauch von auf der ganzen Länge sich gleichbleibendem rundlichen Querschnitt, einem Schlauch, welcher vom apicalen Pol des Kernes, an dessen deutliche Kernmembran angeschmiegt, nach hinten zieht und hier um den an den Kern sich anschließenden Teil des Achsenstabes in zwei bis acht Spiralgängen sich herumwindet (Taf. XIII, Fig. 2, 3, 4 und 5). Der Schlauch ist als Parabasalkörper nach meiner Nomenklatur zu deuten und bildet den Hauptbestandteil des ganzen Apparates. Der Körper wird durch Methoden dargestellt, die auch bei andern Gattungen das entsprechende Gebilde sichtbar machen (s. w. unten das Kapitel: Über den Parabasalapparat); das ihn zusammensetzende Plasma ist außerordentlich dicht und homogen. Die Ausbildung des Parabasalkörpers ist verschieden, je nachdem wir die schmalen oder breiten Formen von *Devescovina* vor uns haben. Bei den ersteren zählt man ein bis zwei Windungen des Parabasalschlauches (Textfig. 2), bei den letzteren deren drei bis acht. Ich habe schon früher betont, daß ich die Formen mit vielen Windungen des Parabasalschlauches einfach als fortgeschrittene Stadien der andern betrachte; immerhin aber kommt dem maximal entwickelten Parabasalapparat auch eine gewisse systematische Bedeutung zu: bei *D. striata* aus chilenischen Termiten habe ich niemals mehr Spiraltouren, als sie sonst den schmächtigen Formen der Varietät *hawaiensis* zukommen, beobachtet.

Vom apicalen Ende des Parabasalschlauches entspringt ein feiner, schwer nachweisbarer Faden, der mit dem Blepharoblasten in Verbindung steht und von mir als Parabasalfaden bezeichnet worden ist (Taf. XIII, Fig. 2 und 4). Auf geeignet differenzierten Präparaten sieht man, daß der Faden an dem ganzen Parabasalkörper entlang läuft, und zwar auf dessen der Medianachse zugekehrten Seite, und demnach eine Stütze für den plasmatischen Parabasalkörper abgibt. Außer dem Parabasalfaden entspringt aus dem Blepharoblasten eine schmale Lamelle (die ich früher für einen Faden gehalten habe); sie zieht

nach hinten und schmiegt sich dem Kern an; ihr weiteres Schicksal, nachdem sie in Berührung mit dem Kern gekommen ist, fällt es schwer zu analysieren (Taf. XIII, Fig. 2, 3 und 4). Meiner Ansicht nach trägt die Lamelle dazu bei, den Kern in seiner Lage zu verfestigen bzw. gewissermaßen aufzuhängen, und ist sicher mit einem Teil des äußerst komplizierten, von GRASSI bei *Joenia* studierten Suspensorialapparats zu homologisieren. Ich bezeichne die in Rede stehende Lamelle als Suspensoriallamelle. Nach einem später zu schildernden Teilungsbild zu urteilen, ist es wahrscheinlich, daß die Suspensoriallamelle in ihrer Entstehung auf die persistierende Desmose des Blepharoplasten zurückzuführen wäre (Fig. 13). Als eine Einzelheit, deren Bedeutung mir unklar geblieben ist, muß die Ansammlung von bacterienartigen Körnchen im Umkreis des obersten Abschnittes des Achsenstabs, dort wo dieser von den Spiralen des Parabasalapparates umschlossen wird, verzeichnet werden. Die Körnchen werden nur gelegentlich beobachtet, und färben sich stark mit Eisenhämatoxylin. Vielleicht, daß sie mit kornartigen Gebilden, welche während der Kernteilung um die Kerne auftreten, zu identifizieren sind.

Über die Art der Nahrungsaufnahme kann ich leider nach direkter Beobachtung nicht berichten; das beschränkte Material, das mir zur Verfügung gestanden hatte, war mir zu wertvoll, um es für längere Untersuchungen im lebenden Zustand, welche ja mit dem Eingehen der Tiere enden, zu verwerten. Im Übrigen konnte ich keine prädisponierte Mundstelle nachweisen; das vordere Körperende, wo die Striatur der Pellicula fehlt, kommt meiner Ansicht nach als Mundstelle nicht in Betracht; es liegen da gerade die wichtigsten Organellen des Tieres vereinigt. Angesichts der zum Teil sehr großen Holzstückchen, welche von *Devescovina* bewältigt werden, nehme ich an, daß die ganze Körperoberfläche, etwa wie bei *Lophomonas blattarum*, an der Nahrungsaufnahme beteiligt ist, und daß die dabei entstehende Wunde fast momentan verheilt. Doch betone ich die Notwendigkeit unmittelbarer Beobachtung im lebenden Zustand.

Es muß hier noch eine besondere, selten vorkommende Form von *Devescovina* genannt werden, welche nur gelegentlich beobachtet wird und offenbar einen bestimmten Zustand im Entwicklungscyclus vorbereitet (Taf. XIII, Fig. 5). Es sind Flagellaten mit auffallender Reduktion des Plasmakörpers, aus der spärlichen Plasmamasse ragt weit nach hinten der starke Achsenstab heraus. Ferner ist das Plasma dadurch charakterisiert, daß es jeglicher Nahrungseinschlüsse entbehrt und außerordentlich schön wabige Struktur zum Vorschein

treten läßt. Der Kern zeigt keine Besonderheiten, der Parabasalapparat ist sehr stark entwickelt. Einzelheiten bezüglich des Geißelapparats waren schwer zu studieren; doch sind eine typische Schleppgeißel und drei zarte Geißeln vorhanden. Diese Formen erinnern mich an Individuen von *Lophomonas blattarum*, welche sich zur Encystierung vorbereiten. Doch habe ich bei *Devescovina* niemals Cysten angetroffen. Sicher handelt es sich um ausgereifte Exemplare, worauf der Parabasalapparat hindeutet, welche wohl einer besonderen Bestimmung entgegengehen.

Für das Studium der Teilungsvorgänge ist *Devescovina* ein verhältnismäßig sehr günstiges Objekt. Als erstes Anzeichen der beginnenden Kernteilung tritt eine Lockerung des spiraligen Parabasalschlauches auf: die Spirale wird gewissermaßen auseinandergerollt und das ursprünglich nach hinten schauende Ende des Schlauches gelangt nach vorn in direkte Nähe des apicalen Endes zu liegen; dabei scheint der Schlauch eine bedeutende Verdickung und Verkürzung zu erleiden. Doch sind diese Stadien sehr selten zu beobachten. Verschiedene Zustände der Entrollung des Parabasalkörpers wurden von mir beobachtet. Nicht möglich war es mir hingegen, die Kontinuitätstrennung des Parabasalschlauches festzustellen; eine solche muß aber bestimmt geschehen, weil alle weiteren Stadien, die wir jetzt zu betrachten haben, durch die Gegenwart zweier gleich ausgebildeter schlauchartiger Parabasalkörper ausgezeichnet sind (Taf. XIII, Fig. 6 und folg.). Sicher ist etwaige Voraussetzung von dem Schwunde des alten Parabasale und von der Neubildung zweier Tochterparabasalia auszuschließen.

Die Kernteilung geschieht unter dem dirigierenden Einfluß einer stabförmigen extranucleären Spindel. Die erste Entstehung dieser Spindel ist nun eine außerordentlich schwierige und undankbare Aufgabe. Ich muß überhaupt erwähnen, daß während bestimmte Stadien bis zum Überfluß fast stets angetroffen werden, andre sich fast vollkommen der Beobachtung entziehen, und dieses letztere gilt eben für die Anlage der Spindel. Doch konnte das eine mit voller Sicherheit festgestellt werden: daß die Spindel unabhängig vom Blepharoblasten gebildet wird. Das bekräftigen Stadien, wo in Gegenwart der schon weit entwickelten Spindel der Blepharoblast noch ungeteilt verbleibt (Taf. XIII, Fig. 7; hier hatte sich die gegenseitige Lage von Kern und Blepharoblast verschoben gegenüber der normalen), und ferner Bilder, wo die selbständige Teilung des Blepharoblasten neben der bereits vorhandenen Spindel deutlich vor die Augen tritt (Taf. XIII, Fig. 10, 11). An den Polen der Spindel sind Centriolen — wenn auch nicht immer

leicht nachweisbar — angebracht (Taf. XIII, Fig. 8, 9, 10); folglich dürfte die Desmose eines außerhalb des Kernes gelegenen Centralgebildes den Ursprung der Spindel abgeben. Die Spindel setzt sich aus vielen dicht aneinanderliegenden Fasern zusammen und zeichnet sich durch starke Affinität zu Eisenhämatoxylin aus. In ihrer Gesamtheit erscheint sie, wie gesagt, stabförmig und ist in eine Vertiefung des bläschenförmigen Kernes eingesenkt, ein Verhalten, das von andern Flagellaten her schon genügend bekannt ist (Taf. XIII, Fig. 6 verdeutlicht diese Lage der Spindel, wobei die Spindelachse senkrecht zur Papierebene zu denken ist). Doch braucht die Spindel anscheinend nicht von Anfang an diese typische Lage in bezug auf den Kern einzunehmen. So habe ich einmal beobachtet, wie die Spindel mit Centriolen und Parabasalkörpern recht weit vom abseits gelegenen Kern ihre Lage hatte. Die Richtung der Spindel in bezug auf die Achsenverhältnisse des Tieres läßt keine strenge Regel erkennen. Auf sämtlichen von mir beobachteten Stadien übertrifft die Spindel an Länge den Durchmesser des Kerns. Die zwei durch Teilung entstandenen Parabasalkörper stehen unter Vermittlung kurzer Parabasalfäden mit den Spindelpolen, wie bereits angedeutet, in Verbindung; und zwar scheint es mir, daß die Centriolen es sind, welche den Kontakt mit den Parabasalia bewahren, was in Anbetracht des sonstigen Zusammenhangs mit dem Blepharoblasten im Ruhezustand bemerkenswert wäre. Im übrigen liegen die Parabasalkörper frei im Plasma und ihre Gestalt läßt vermuten, daß sie keinen äußeren Formbestimmungen unterworfen bleiben. Während der hier geschilderten Vorgänge ist der alte Achsenstab des zur Teilung sich anschickenden Tieres nicht mehr sichtbar, er ist offenbar resorbiert worden.

Der Kern selbst bewahrt jetzt wie auf allen folgenden Stadien seine deutliche Kernmembran. Der Kerninhalt zeigt sich, wie in der Regel auch im Ruhezustand, von der Kernmembran zurückgezogen, doch läßt sich jetzt eine gleichmäßig grobkörnige Zusammensetzung des Kerninhaltes wahrnehmen. Allem Anschein nach dürfte während der Metaphase das Chromatin in groben Körnern, die wohl als Chromosomen zu bezeichnen wären, verteilt sein. Ihre Zahl ist mehr als 20, doch eignen sich die vorliegenden Flagellaten zu exakten Chromosomenuntersuchungen keineswegs. Das Verhalten des Binnenkornes während der Teilung läßt sich nicht verfolgen. Ein Stadium der weit fortgeschrittenen Anaphase, das in Fig. 11 abgebildet ist, zeigt das Chromatin in einer Form, die ich mit den »chromatischen Streifen« im Kern von *Lophomonas blattarum* entsprechenden Stadiums vergleichen

möchte. Bei *Lophomonas* werden diese streifen- bis kolbenförmigen Gebilde nach meinen Untersuchungen durch das Zusammentreten von kornartigen Chromosomen gebildet, und der gleiche Ursprung ist in hohem Grade wahrscheinlich für die in Fig. 11 dargestellten Streifen von *Devescovina*. Dieser Streifen zählt man vier; ich wiederhole es, daß die Streifen als solche sicher wohl keine Chromosomen sind, sondern plurivalente Elemente. Auch in den Telophasen ergibt sich Übereinstimmung mit *Lophomonas blattarum*, indem nunmehr wieder die Streifen in ihre Chromosomen zerfallen; diese treten außerordentlich dicht zusammen und bedingen sehr kompakte Struktur der Kerne. Mit der beginnenden Rekonstruktion der an beiden Polen angebrachten Chromatinmassen fällt die biskuitförmige Durchschnürung der Kernmembran zusammen (Taf. XIII, Fig. 12). Nunmehr entfernen sich die beiden Tochterkerne, welche lange Zeit hindurch noch die dichte Struktur des Kerninnern beibehalten, voneinander und in demselben Maße wächst die extranucleäre Spindel, welche dabei in einen dünnen Faden ausgezogen wird; dieser ist aber aus vielen Fasern zusammengesetzt. Zu erwähnen wäre noch das Auftreten von kleinen, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzenden Körnern im Umkreis der Tochterkerne (Taf. XIV, Fig. 14 und 15). Ihre Bedeutung ist mir nicht klar, vielleicht sind sie mit den Körnern, welche um den oberen Teil des Achsenstabes im Ruhestadium gelegentlich angetroffen werden (s. oben), identisch. Ähnliche Gebilde sind u. a. von Martin und Robertson bei *Trichomonas* bzw. *Trichomastix* als »chromatic blocks« beschrieben worden, und zwar bei *Trichomonas gallinarum* in einer Linie der Basis der undulierenden Membran entlang angeordnet, ferner von Alexeieff bei *Trichomonas augusta* aus *Bufo calamita* in der Umgebung des Kernes wie in der Begleitung des Achsenstabs, als »grains sidérophiles« bezeichnet und ganz neuerdings auch von Kuczynski als »spezifische Granula«.

Wie immer bei der Teilung ist das Schicksal der Geißeln nicht leicht zu verfolgen. Doch glaube ich Anhaltspunkte zu haben, daß von den vier Geißeln je zwei den Tochtertieren zugewiesen werden, die fehlenden müssen in jeder Hälfte neu gebildet werden. Über die speziellen Fragen der Insertion von Geißeln während der Teilung kann ich leider keine bestimmten Angaben machen; in manchen Fällen scheint es, als ob jede von den alten Geißeln ihr eigenes Basalkorn besäße. Doch wüßte ich nicht, diesen Befund mit dem Ursprung sämtlicher Geisseln aus einem Blepharoblasten in Einklang zu bringen.

Hier schließe ich noch einen Befund an, der in Fig. 13 wiedergegeben ist. Ob das hier dargestellte Stadium etwa auf die früher geschilderte,

gelegentlich beobachtete Form von *Devescovina* mit reduzierter Plasmamasse direkt zurückführbar ist, möchte ich dahingestellt sein lassen. In einem abgerundeten, jedoch nicht mit einer besonderen Cystenhaut versehenen Plasmaleib erblicken wir einen noch in Ruhestand befindlichen Kern, während eine deutliche Spindel, die senkrecht zu dessen längeren Durchmesser angeordnet ist, wahrnehmar ist. Mit den Spindelpolen anscheinend in Verbindung stehen zwei deutliche Parabasalkörper, wohl Teilungsprodukte des mütterlichen Parabasalkörpers. Die Tochterblepharoblaste nehmen polare Lage ein, sie stehen noch in Verbindung vermittelst eines Fadens, offenbar ein Überrest der Blepharoblastdesmose. Schon früher habe ich hervorgehoben, daß die Suspensoriallamelle des Kernes möglicherweise auf die Blepharoblastdesmose zurückzuführen ist.

Sobald die Spindel zwischen den polar auseinanderweichenden, regelmäßig runden Tochterkernen eine bestimmte Länge erreicht hatte (Taf. XIV, Fig. 15), begegnet man einer Differenzierung in ihrem Umkreis, welche zur Bildung von einer Art Scheide führt; es ist ein homogenes, helleres Plasma, das durch eine mehr oder weniger scharfe Grenze von dem übrigen Körperplasma geschieden ist. Namentlich die fettartigen Kugeln sammeln sich gelegentlich im Umkreis der Scheide an und lassen auf diese Weise deutlich die Eigenart des dieselbe zusammensetzenden Plasmas erkennen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß das homogene Plasma im nächsten Connex mit der fadenförmig ausgezogenen sich stark färbenden Spindel entsteht. In der Folge wiederholt sich der Vorgang, der bei *Joenia* nach Grassi und Foà, bei *Lophomonas blattarum* nach meinen Untersuchungen bereits bekannt ist, wenn es auch namentlich im letztgenannten Fall einer Sicherung durch Zwischenstadien bedarf: die Spindel nimmt bei *Devescovina* mitsamt dem scheidenartig ausgebildeten Plasma V-Form an und läßt sich u. a. schon dadurch als Grundlage für die Achsenstäbe der neu entstehenden Tochtertiere erkennen (Taf. XIV, Fig. 16). Gerade gegenüber den Zweifeln, welche in der neuesten Zeit bezüglich dieses Vorgangs aufgetaucht sind, muß ich die außerordentliche Klarheit und Unzweideutigkeit der Bilder, welche die Gattung *Devescovina* in dieser Hinsicht liefert, ausdrücklich betonen. Die beiden etwa wurstförmigen Parabasalkörper stehen mit den Spindelpolen in Beziehung, zeigen aber vorderhand noch keine Aufrollung. Die Anlagen der Achsenstäbe wachsen nunmehr in die Länge, sie weisen am Hinterende noch eine gemeinsame Strecke auf, im übrigen aber nehmen sie den Charakter des definitiven Organells an; der Spindelfaden in ihrem Innern ist

nicht mehr sichtbar. Die Kerne scheinen in löffelartige Aushöhlungen an den freien Enden der Achsenstabanlagen eingebettet zu sein, ähnlich wie bei *Joenia* der Kern im »mestolo« GRASSIS ruht; spätere Beziehungen der Achsenstäbe zu den Kernen, welch letztere ihre runde Gestalt der Telophasen mit der typischen, etwa birnförmigen des definitiven Stadiums ersetzen, sind leider wegen der glashellen Beschaffenheit der voluminösen Achsenstäbe kaum zu analysieren. Die Parabasalkörper beginnen jetzt um die vorderen Teile der Achsenstäbe sich spiralig herumzuwinden. Von den stabartigen Gebilden in Fig. 17, Taf. XIV, führe ich zwei auf die Anlage der Schleppgeißelscheide zurück.

Daß eine bloße Längsteilung auf dem in Fig. 17 abgebildeten Stadium zur Bildung zweier Tochtertiere führt — nachdem die Geißeln zum Teil neu gebildet worden sind — ist evident und dürfte auch tatsächlich verwirklicht sein. Multiple Kernteilung, welche zur Bildung mehrkerniger Formen, wie gelegentlich bei *Lophomonas blattarum*, geführt hätte, habe ich niemals beobachtet. Cystenzustand ist unbekannt[1].

2. Parajoenia grassii n. g. n. sp.

Diese durch bedeutende Komplikation ihres Baues ausgezeichnete Form gehört zu den selteneren Parasiten im Enddarm der Hawaischen Termiten; außerdem tritt sie in sehr wechselnder Zahl bei verschiedenen Termitenindividuen auf. Die Körpergestalt ist gestreckt-oval, im Querschnitt ist der eine transversale Durchmesser kleiner als der andre, so daß der Körper zusammengedrückt erscheint. Vorder- und Hinterende sind im Körperumriß in der Regel nicht besonders unterschieden; manchmal hat es aber den Anschein, daß der Vorderkörper spitzer gegenüber dem abgerundeten Hinterende hervortritt. Die Länge des Tieres beträgt durchschnittlich 0,043 mm, der längere Querdurchmesser 0,025 mm.

Wie bei der Gattung *Joenia* ist der Vorderkörper mit einer großen Anzahl Geißeln versehen (Taf. XIV, Fig. 18). Gleichfalls in Übereinstimmung mit der genannten Gattung der südeuropäischen Termiten zieht ein mächtiger, den Kernapparat stützender Achsenstab durch den ganzen Körper hindurch. Schließlich erinnert ein borstenartiger Flagellenbesatz an der hinteren Körperhälfte an die diesbezüglichen Verhältnisse bei *Joenia*. Was aber in der äußeren Morphologie als ein wichtiger Unterschied in die Augen springt, ist der Besitz einer starken

[1] Wegen der Gattungsdiagnose s. weiter unten bei der typ. Art. (S. 633.)

Schleppgeißel, im inneren Bau hingegen vor allem die eigenartige Entfaltung des Parabasalapparats.

Die Körperbedeckung erscheint bei der vorliegenden Gattung ausnehmend zart und schwach entwickelt; keinerlei Skulptur an der dünnhäutigen Pellicula läßt sich wahrnehmen. Wenn auch die allgemeine Körpergestalt ungeachtet dieses Umstands stets bewahrt bleibt — weitgehende Metabolie scheint nicht vorzuliegen — so macht sich der Mangel einer festeren Umhüllung bei der Präparation der Tiere bemerkbar, indem Konservierungsflüssigkeiten, welche bei den andern Flagellaten desselben Ausstrichs ausgezeichnete Resultate ergeben, hier offenbar zu intensiv wirken und in der Mehrzahl der Fälle Bilder zustande bringen, welche einer genauen Analyse manche Schwierigkeiten bereiten.

Das körnige Plasma läßt keine besondere Scheidung in Ecto- und Entoplasma erkennen; im vorderen Körperdrittel erscheint das Plasma feinkörniger und durchsichtiger. Von gewissen bestimmt lokalisierten Einschlüssen im *Parajoenia*-Körper wird später die Rede sein.

Der, wie schon gesagt, mächtig entwickelte, meist geradlinig verlaufende Achsenstab ragt hinten oft ein wenig über die Körperoberfläche hinaus, vorn tritt er als Stützapparat mit dem Kern und indirekt wohl auch mit andern Organellen in Beziehung. Auf gefärbten Präparaten erscheint er von glasartig heller Beschaffenheit, mit deutlicher Längsfaserung, in keinem Fall den Farbstoff aufspeichernd. Ob die Struktur des Achsenstabs wirklich auf Existenz von Fasern oder aber von lamellösen Gebilden wie bei *Joenia* beruht, ist in meinem Fall nicht zu entscheiden. Der Achsenstab ist umgeben von einer stärkeren membranösen Scheide (= »membranella del mestolo« bei *Joenia*); diese umschließt auch vollkommen das freie hintere Ende des Stabes (Taf. XIV, Fig. 22*a*), während sie vorn, unter kelchähnlicher Ausbreitung, an der Befestigung des überaus komplizierten Flagellarapparates zu partizipieren scheint. Eine Einkrümmung des hinteren Endes des Achsenstabes innerhalb des Körperplasmas, wie bei *Joenia*, wird nicht beobachtet; ebensowenig ist ein terminales Knöpfchen (»oliva«) vorhanden.

In der vorderen Körperhälfte erleidet der Achsenstab eine Erweiterung und in diese senkt sich eine nach hinten gerichtete Ausbuchtung des Kernes hinein, wodurch ein fester Ruhepunkt für den großen und sehr eigentümlich gestalteten Kern gewonnen wird (Taf. XIV, Fig. 18—21). Es erinnert das bis zu einem gewissen Grade an die löffelähnliche Aushöhlung im Achsenstab von *Joenia*, welche gleichfalls den Kern beherbergt, eine Einrichtung, welche Grassi veranlaßt hatte, den Achsen-

stab »mestolo« zu nennen. Die Gestalt des Kernes scheint mir nun in jeder Beziehung durch diese stützende Wirkung des Achsenstabes beeinflußt zu sein, und es dürften wohl wenige Kerne im Tierreich vorliegen, die so weitgehend durch statische Momente in der Zelle modifiziert wären. Es hält schwer, die durchaus asymmetrische Gestalt des Kernes in zwei Worten wiederzugeben. Seine Hauptmasse kann, bei gewöhnlicher Lage des Tieres im Präparat, mit einem pilzhutartigen Gebilde, und zwar in dessen seitlicher Ansicht, verglichen werden, wobei die convexe Wölbung nach vorn, gegen das Insertionsfeld der Flagellaten schaut; im Querschnitt aber ist der Kern nicht rund, wie der herangezogene Vergleich es involvieren würde, sondern in der Richtung der größeren Transversalachse des Tieres gestreckt. Die hintere concave Wölbung geht in die oben genannte Ausbuchtung des Kernes über, diese letztere ist aber nicht central angebracht, sondern nach der einen Seite zu bald mehr, bald weniger verschoben; außerdem entspringt dieselbe, wenn man den Kern im Querschnitt betrachtet, nicht als direkte Fortsetzung seiner Hauptmasse nach hinten, sondern als Fortsetzung eines seitlich am Kern vorspringenden Wulstes, weshalb dem Kern auf dem Querschnitt die in Fig. 20a, Taf. XIV, dargestellte Gestalt zukommt. (Genauer ausgedrückt: legt man durch den Kern eine Schnittebene hindurch, und zwar senkrecht zur Papierfläche der Fig. 20, so bekommt man vom Kern das in Fig. 20a dargestellte Bild; der seitliche Vorsprung, welcher in Fig. 20 deutlich sichtbar ist, erscheint unverkennbar in Fig. 20*a*, und er ist es, der die Ausbuchtung in den Achsenstab hineintreibt.) Die Begrenzung des Achsenstabes, welch letzterer wie gesagt die hintere Ausbuchtung des Kernes aufnimmt, begleitet eine Strecke weit die concave Wölbung des Kernes; weiterhin breitet sich nach vorn die membranöse Scheide des Achsenstabes, wie schon erwähnt, etwa kelchartig aus und dürfte mit den übrigen Organellen des vorderen Körperendes in gewisse Beziehungen treten. Die glashelle Substanz des Achsenstabes selbst ist, nachdem dieser mit dem Kern in Berührung getreten ist, nicht weiter zu verfolgen. Das gilt aber nur für die Hauptmasse der Achsenstabsubstanz, die hier an der hinteren Kernoberfläche offenbar die Grenze ihrer Ausbreitung nach vorn findet; zwei spangenartige Fortsätze des Achsenstabes setzen sich hingegen nach vorn fort und umgreifen gabelartig den vorhin genannten über die seitliche Kernoberfläche vorspringenden Wulst, um sich vorn über der convexen Kernwölbung wieder miteinander zu vereinigen. Diese Spangen sind infolge ihrer gleichfalls glashellen Beschaffenheit nicht in allen Fällen nachzuweisen (vgl. auch

Fig. 22). Derart erhält der Kern, durch die Beteiligung des Achsenstabes, im *Parajoenia*-Körper seinen festgefügten Platz.

Von der äußeren Gestalt des Kernes zu dessen innerer Struktur übergehend habe ich hervorzuheben, daß auch in dieser Hinsicht der Kern von *Parajoenia* unter den übrigen Flagellaten im Darm Hawaischer Termiten bis zu einem gewissen Grad eine Sonderstellung einnimmt. Er läßt sich in bezug auf seine Zusammensetzung weder mit demjenigen von *Devescovina*, noch mit dem von *Stephanonympha* vergleichen; hingegen liegt ziemlich weitgehende Übereinstimmung mit der Gattung *Foaina* vor. Bei der Gattung *Joenia* der europäischen Termiten herrschen wiederum ganz andre Verhältnisse vor. Der große Kern von *Parajoenia* ist im ganzen als chromatinarm zu bezeichnen. Der von einer zarten Membran umschlossene Kernraum birgt fein und gleichmäßig verteiltes, etwa staubartiges Chromatin in sich; eine besondere lininartige Grundlage für dieses letztere läßt sich nicht nachweisen[1]. Selten central, meist mehr oder weniger seitlich verschoben, liegt in einer großen Vacuole ein ansehnlicher regelmäßig runder Binnenkörper. Die Ausbildung der hellen Vacuole im Umkreis dieses letzteren ist sicher nicht auf bloße Wirkung der Reagentien zurückzuführen. Der Binnenkörper selbst erscheint von homogener dichter Struktur und ist mit Kernfarbstoffen stets stark färbbar. Differenzierungen innerhalb desselben konnte ich nicht wahrnehmen. Die Gegenwart des Binnenkörpers während des Ruhezustandes ist durchaus konstant und für den Kern von *Parajoenia* sehr charakteristisch.

Was bei Betrachtung von gefärbten Präparaten an *Parajoenia* sofort in die Augen fällt, ist der ausnehmend stark und nach einem durchaus eigenen Modus entwickelte Parabasalapparat. Dieser besteht während der Teilungsruhe aus zwei schlauchförmigen Parabasalkörpern, welchen eine eigenartige, durch das Studium sehr zahlreicher Individuen von mir als konstant erschlossene Lagerung in der nächsten Nähe des Kernes zukommt (Taf. XIV, Fig. 18, 19, 20, 21, Textfig. 3). Der eine Parabasalschlauch ist bogenförmig gekrümmt und begleitet auf einem Teil seines Verlaufs die vordere convexe Wölbung des Kernes, indem er sich diesem dort anschmiegt. Der andere Schlauch ist ausgesprochen seitlich verschoben, und zwar, wie ich jetzt schon hervorheben will, nach der Seite zu, welche den Blepharoblasten und

[1] Bezüglich der scheinbar fädigen Anordnung einer Anzahl von Chromatinkörnchen in dem in Fig. 21, Taf. XIV, reproducierten Kern muß ich hervorheben, daß solch eine deutliche Anordnung aus meiner Originalzeichnung nicht zu entnehmen war.

die Schleppgeißel trägt. Dieser letztere Parabasalkörper nimmt viel komplizierteren Verlauf, der oft schwer zu entziffern ist. Doch kann durch vergleichende Untersuchung festgestellt werden, daß zwei knieförmige Beugen die Gestalt des Parabasalschlauches bestimmen. Mit seinem proximalen Abschnitt legt sich der Schlauch der hinteren concaven Wölbung des Kernes an, begibt sich sodann unter Bildung einer Beuge nach vorn, womit die direkte Berührung mit dem Kern aufgegeben wird und kehrt schließlich in scharfer Knickung wiederum gegen die vordere Fläche des Kernes zurück. Die erstgenannte Beuge des in Rede stehenden Schlauches sowie der eine seitliche Abschnitt des bogenförmigen Parabasalkörpers kommen dabei in direkte Nachbarschaft zu liegen, und beide Teile des Parabasalapparats finden sich in der Höhe des Blepharoblasten. Auf geeigneten Präparaten läßt sich an einem jeden Schlauch ein stützender Faden nachweisen, der nach der von mir angewendeten Nomenklatur als Parabasalfaden zu bezeichnen ist (Taf. XIV, Fig. 21). Namentlich an der blepharoblastlosen Seite ragt an einem jeden Schlauch der Parabasalfaden rankenartig heraus. Bei einer bestimmten Differenzierung mit Eisenhämatoxylin kommen die Parabasalfäden außerordentlich scharf borstenartig zum Vorschein, während die Parabasalkörper selbst an Deutlichkeit zurücktreten. Der Zusammenhang der Parabasalkörper mit dem Blepharoblasten läßt sich nur in wenigen günstigen Fällen nachweisen. Er wird vermittelt durch zwei kurze geschlängelte Fädchen, die ich gleichfalls Parabasalfäden benenne (Taf. XIV, Fig. 18); die wohl sehr wahrscheinliche Verbindung dieser letzteren mit den eben genannten stützenden Fäden ließ sich in Anbetracht der Schwierigkeit, beide Gebilde in demselben Tier gleichzeitig zu Gesicht zu bekommen, bis jetzt nicht beobachten.



Textfig. 3.
Parajoenia grassii n. g. n. sp. Kern, vorderer Teil des Achsenstabs, Parabasalapparat. HERMANNsche Lösung, E.-H. Vergr. 3000.

Der Blepharoblast ist stets, wie gesagt, seitlich in einer gewissen Entfernung vom Kern angebracht (Taf. XIV, Fig. 18, 19, 21). Er ist kugelförmig von Gestalt, an Größe bleibt er in der Regel hinter dem Binnenkörper zurück; seine Umgrenzung ist deutlich, anscheinend membranös,

inwendig lassen sich einige wenige stärker färbbare Körnchen erblicken. Den Blepharoblasten mit gewünschter Deutlichkeit darzustellen, gelingt keineswegs immer. Für eine Auffassung des Blepharoblasten als zweiten Kern liegt hier ebensowenig wie bei *Devescovina* genügender Grund vor.

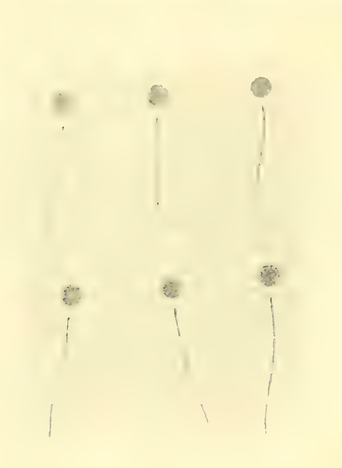
Die starke Schleppgeißel, welche etwa die Körperlänge des Flagellats erreicht, erinnert durchaus an die bei *Devescovina* geschilderten Verhältnisse. Auch hier entspringt sie in der Nähe des Blepharoblasten, ist aber, so weit ich beobachten konnte, mit demselben nicht verbunden. An ihrer Ursprungsstelle ist hier die von *Devescovina* her bekannte Schleppgeißelscheide, und zwar in auffallend übereinstimmender Entwicklung, vorhanden. Die Schleppgeißel wird bald innerhalb, bald außerhalb der Scheide liegend beobachtet. Die Funktion der Scheide dürfte die gleiche sein wie bei *Devescovina*.

Die langen, überaus zarten Flagellen sind, wie schon gesagt, in sehr großer Anzahl am vorderen Körperende angebracht. Die Asymmetrie, welche durch die Lage des Blepharoblasten, durch die Ausbildung des Parabasalapparates und andres mehr bedingt wird, drückt sich auch in der Anordnung der Geißeln aus. Dieselben sind im großen und ganzen in zwei langgestreckten, beinahe linearen Feldern angebracht, welche apical in einer gewissen Entfernung voneinander ungefähr in Halbkreisen hinziehen (Taf. XIV, Fig. 18). Doch dürfte die gesamte Scheitelfläche von Flagellen bedeckt sein und die halbkreisförmigen Linien lediglich durch dichtere Ansammlung derselben längs bestimmter Züge zum Ausdruck gelangen, in welchem Umstand übrigens eine gewisse Parallele zur Gattung *Joenia* sich nicht leugnen läßt (vgl. GRASSI 37, Fig, 5—6, S. 245). Der Flagellenbesatz nimmt den Vorderkörper nicht gleichmäßig in Anspruch, vielmehr erstreckt sich namentlich das proximale Geißelfeld an der blepharoblastlosen Seite weiter nach hinten, als an der entgegengesetzten Seite. Über die Insertionsart der Flagellen kann ich sagen, daß jede Geißel mit einem einfachen winzigen Basalkorn in Verbindung steht; dieselben sind aber in konserviertem Zustand schwer darstellbar, wie überhaupt die schon genannte Empfindlichkeit des Flagellats gegen Reagentien sich namentlich in der äußeren Scheitelregion störend bemerkbar macht; in der Fig. 18 sind die winzigen Basalkörner nicht eingetragen.

Der hintere Körperteil, etwa im letzten Drittel der Gesamtlänge, ist mit spärlichen, anscheinend in Querreihen angeordneten, borstenartigen Geißeln bedeckt. Ob dieselben, wie bei der Gattung *Joenia* unbeweglich bleiben, habe ich im Leben keine Gelegenheit gehabt zu entscheiden. An der Basis einer jeden Geißel kann ich bei günstiger

Färbung je ein rundliches Körperchen, das sich färberisch genau wie die Substanz der Parabasalkörper verhält, nachweisen (Textfig. 4). Dieser Befund erinnert mich an ähnliche Gebilde, die sich bei der Gattung *Spirotrichonympha* Grassi der Spiralansatzlinie der Flagellen entlang angebracht finden (»serie di corpicciuoli tondeggianti lungo le linee spirali dei flagelli«, Grassi 37, S. 729). Sollte es sich bei der Gattung *Parajoenia* um winzige Parabasalkörper handeln, dann wäre die Frage nach der Beweglichkeit der hinteren Geißeln wohl eher im positiven Sinne zu beantworten.

Die vorstehende Beschreibung der Gattung habe ich noch in zwei Punkten zu ergänzen. Oftmals wird ein eigentümliches stabartiges Gebilde, das die Farbstoffe ziemlich intensiv aufnimmt, in der Nähe des Kernes beobachtet. An Länge kommt dieses Staborgan dem längeren Querdurchmesser des Kernes ungefähr gleich, es liegt annähernd in der Richtung des Achsenstabs, doch fast stets einseitig schräg gestellt. Mit dem Achsenstab selbst steht es in keinerlei direkter Beziehung, unterscheidet sich auch färberisch von demselben; hingegen zeigt das Gebilde lokale Abhängigkeit von den oben beschriebenen zwei Spangen, welche einen Teil des Kernes umgreifen, indem es gerade in dem von den Spangen umschlossenen Gebiet sich ausspannt (Taf. XIV, Fig. 18, 20). Daß hier bereits die extranucleäre Spindel vorliegen sollte (s. w. u.), kommt mir nicht wahrscheinlich vor. Vielleicht wird sich dieses Organell mit einem der Bestandteile des so kompliziert gebauten Vorderendes von *Joenia* homologisieren lassen; doch sind weitere diesbezügliche Beobachtungen nötig.



Textfig. 4.
Parajoenia grassii n. g. n. sp. Borstenartige Geißeln am Hinterende. Hermannsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Mit einiger Reserve erwähne ich hier zweitens einen lacunären Apparat, der auf manchen Präparaten sich beobachten läßt, der aber entschieden auch im lebenden Zustand nachgeprüft werden muß, was mir leider nicht möglich gewesen war. Derselbe besteht aus zwei Kanalsystemen, wovon das eine mehr oder weniger genau den von den zwei Spangen des Achsenstabes eingeschlagenen Verlauf wiederholt, das

andre hingegen nach außen von den Parabasalkörpern, diese gewissermaßen begleitend, zu liegen kommt; dieses letztere dürfte demnach unmittelbar unterhalb der zwei Flagelleninsertionsfelder sich erstrecken (Taf. XIV, Fig. 22). Nachdem ich der Frage besondere Aufmerksamkeit geschenkt habe, kann ich mit Sicherheit sagen, daß zwischen den beiden Kanalsystemen ein Zusammenhang besteht; auf weitere Einzelheiten einzugehen ist mir allerdings nicht möglich.

Kleinere und größere Holzfragmente werden im Plasma beobachtet. Über die Art der Nahrungsaufnahme kann ich aus direkter Beobachtung nicht berichten. Doch dürfte die gesamte Körperoberfläche, mit Ausnahme des vorderen Drittels, zur Aufnahme der Holzpartikeln befähigt sein. Bildung von Lobopodien, wie bei *Joenia*, habe ich nicht beobachtet, möchte aber diesen Vorgang durchaus nicht ausschließen. Bei starker Eisenhämatoxylin-Färbung wird man gewahr, daß in vielen Fällen ein bestimmt geformtes Häufchen von fein zerbröckeltem Holz in der Nähe des hinteren Körperendes um den Achsenstab herum sich angebracht findet. Ob hier eine Ansammlung von Excrementen vorliegt, mag dahingestellt bleiben.

Was die Teilung anbetrifft, so kann ich bei der vorliegenden Form nur fragmentarische Angaben machen, welche aber immerhin erlauben, den Vorgang in seinen wesentlichen Zügen in den von verwandten Flagellaten her bekannten Rahmen einzufügen. Oftmals, bevor noch irgendwelche Anzeichen für die beginnende Kernteilung vorliegen, wird die Zahl der Parabasalkörper verdoppelt beobachtet. Je zwei derselben liegen in der Weise aneinandergrenzend, daß sie in ihrer Gesamtheit je einem einzigen Parabasale entsprechen und auf den ersten Blick von einem solchen kaum unterschieden werden, womit die Annahme einer einfachen Querteilung nahe gelegt wird. Das Verhalten des Parabasalkörpers würde demnach demjenigen bei *Devescovina* entsprechen. Die Anlage der stabförmigen extranucleären Spindel ist hier, wiederum in Übereinstimmung mit *Devescovina*, von dem Blepharoblasten anscheinend ganz unabhängig. Eine frühzeitige Verdopplung des Binnenkörpers habe ich beobachtet, doch kann ich nicht verbürgen, ob dieser Vorgang immer der Teilung vorausgeht; in der Folge werden die bzw. der Binnenkörper aufgelöst und in der Metaphase bereits ist von einem solchen Gebilde nichts zu sehen. Die Kernmembran bleibt entsprechend dem mehrfach bei Termitenflagellaten angetroffenen Typus während der Teilung erhalten. Es kommt weder zur Ausbildung eines chromatischen Fadens, wie bei *Joenia*, noch zum Auftreten von größeren kornartigen Chromosomen, wie bei *Lophomonas*; das Chromatin scheint in fein ver-

teilter Form die Teilung durchzumachen. Die Textfig. 5 und 6 illustrieren einzelne Stadien der Kernteilung. Kaum dürfte es einem Zweifel unterliegen, daß hier wie bei verwandten Formen, der Achsenstab seine Grundlage der in die Länge wachsenden extranucleären Spindel verdankt. Das Verhalten der Flagellaten während der Teilung zu studieren ist bei *Parajoenia* mit großen Schwierigkeiten verbunden und würde eine eigens darauf gerichtete Untersuchung erfordern.

Mehrkernige Formen sind von mir nicht beobachtet worden. Cystenzustand ist nicht bekannt.

Diagnose der Gattung *Parajoenia*:

Körper oval. Vorderende mit asymmetrisch in großer Anzahl vorwiegend längs zweier halbkreisförmiger Felder angebrachten langen Geißeln; Schleppgeißel mit Schleppgeißelscheide, sowie ein seitlich vom Kern angebrachter Blepharoblast vorhanden; der stark entwickelte Parabasalapparat aus zwei in der Nähe des Kernes asymmetrisch angeordneten Schläuchen bestehend. Ein starker Achsenstab ist vorhanden. Typ.-Art: *P. grassii* Janicki. Im Enddarm von *Calotermes castaneus* Burm., Honolulu.

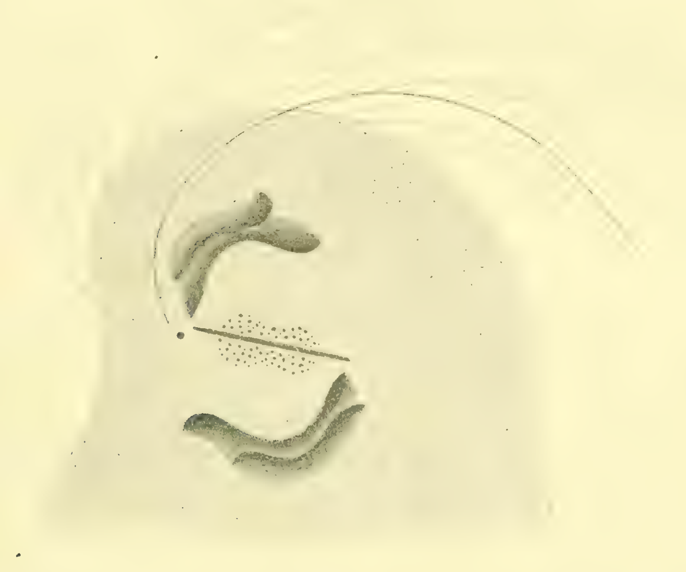
3. Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp.

Die vorliegende vielkernige Form ist der größte Flagellat im Darm der hawaischen Termiten und vertritt in der überreichen Parasitenfauna dieser Wirte gewissermaßen die Stellung, welche im Darm von chilenischen Termiten von der verwandten Gattung *Calonympha* A. Foà eingenommen wird. Wie ich schon a. a. O. erwähnt habe, kommt die Gattung *Stephanonympha* in ein und demselben Darm regelmäßig in zwei sich deutlich voneinander unterscheidenden Formen vor, welche ich aber dennoch z. Z. nicht als zwei besondere Species einschätze. Die beiden Modalitäten mögen als Forma minor bzw. Forma major auseinandergehalten werden, auf den vermutlichen Charakter dieser Differenz komme ich später zu sprechen.

a. Forma minor.

Die Körpergestalt ist oval bis birnförmig, wobei im letzteren Fall das Vorderende das schmälere ist; diese verschiedenen Zustände sind nicht konstant, sondern von der Metabolie des Körpers abhängig, welche fast ausschließlich und in sehr ausgedehntem Maße dem vorderen, mit Kernkränzen und Geißeln ausgestatteten Pol zukommt. Der längere Durchmesser des Flagellats beträgt etwa 0,069 mm, auch bedeutend kleinere Formen werden beobachtet.

Am Leben läßt sich sehr deutlich die vordere, kernetragende Zone von der Hauptmasse des Tieres unterscheiden. Während diese letztere, also etwa die hinteren zwei Drittel, mit größeren und kleineren Holzfragmenten vollgepfropft erscheint, ist die vordere, rüsselartig vorstülp-



Textfig. 5.

Parajoenia grassii n. g. n. sp. Kernteilung. HERMANNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3000.



Textfig. 6.

Parajoenia grassii n. g. n. sp. Kernteilung. Behandlung wie in Fig. 5.

bare Körperpartie entweder ganz frei von solchen, oder mit denselben nur sehr schwach gefüllt und infolgedessen mehr von klarem, durchsichtigem Aussehen. Im vorderen Körperteil sieht man im Leben die Kerne schwach durchscheinen, ebenso die Bündel der Achsenfäden. Äußerlich kleben dem Tiere Holzpartikelchen und vor allem lange Bakterienfäden an: diese sind öfters namentlich am Hinterende sichtbar. Infolge dieses Besatzes mit Fremdbestandteilen kann das Tier nicht selten unförmliche, klumpenartige Gestalt zum Vorschein tragen. Indem die anhängenden Bakterien vibrieren, erweckt es den Anschein, als wäre der Körper allseitig von Flagellen bekleidet; ich betone aber, daß es sich nur um einen Schein handelt. Von einem ähnlichen, nach dem Leben beobachteten Haftenbleiben fadenartiger Mikroorganismen an dem von Geißeln freien Körperteil bei *Calonympha grassii* berichtet A. Foà in ihrer vorläufigen Mitteilung.

Die den Körper begrenzende Pellicula ist außerordentlich dünn, trotzdem aber in hohem Maße resistent; sie verleiht dem Körperumriß die regelmäßige ovale Gestalt, welche namentlich im konservierten Zustande stets bewahrt bleibt. Die Pellicula ist ferner ausgezeichnet durch ihre durchaus charakteristische Skulptur. Wenn man die Immersionslinse scharf auf die Oberfläche des Flagellats einstellt, gewahrt man an der Pellicula unregelmäßig zerstreute, winzige, kurze Stäbchen, welche in der Regel etwas dunkler gefärbt sich von dem homogenen Grunde deutlich abheben (Taf. XIV, Fig. 24). Auf den ersten Blick ist man geneigt, in dieser Bildung Bakterien zu sehen. Doch hatte mich eine vergleichende Untersuchung belehrt, daß eine solche Annahme unrichtig ist. Wenn ich die Stäbchen als unregelmäßig zerstreut geschildert habe, so muß ich doch hinzufügen, daß ein gewisses Gleichmaß in ihrer Verteilung sich nicht verkennen läßt, derart, daß sie im großen und ganzen an allen Stellen gleich dicht liegen. Bereits dieser Umstand spricht gegen die Bakteriennatur der fraglichen Gebilde. Von entscheidender Bedeutung ist nun aber die Tatsache, daß den zwei Formen der Gattung *Stephanonympha* eben zweierlei spezifisch verschiedene Art der Pelliculaskulptur zukommt: bei der Forma major ist die Pellicula mit runden bis ovalen Körperchen besetzt, welche im übrigen in ähnlicher Weise überall gleichmäßig, wie bei Forma minor, verteilt sind (Taf. XIV, Fig. 23*a* u. *b*). In Fällen, wo durch ein Zusammentreffen von ungünstigen Bedingungen die Kernverhältnisse des Flagellats im gefärbten Präparat nicht auf den ersten Blick deutlich ins Auge fallen — und diese entscheiden, ob die eine bzw. die andre Form vorliegt — kann man überhaupt die Zugehörigkeit eines gegebenen Exemplars von *Stephanonympha* zur Forma

minor bzw. major eben an der Pelliculastruktur erkennen, und nachträglich erst durch sorgsame Prüfung der Kerne bestätigt finden[1]. Die noch etwa übrigbleibende Erklärungsmöglichkeit, es läge eine stets zutreffende Auswahl von Bakterien vor, so daß an der Forma minor nur die eine, an der Forma major nur die andre Bakterienart haften bliebe, ist ohne weiteres von der Hand zu weisen. Überdies lassen sich tatsächlich aufgefressene und in der Nähe der Körperoberfläche liegende Bakterien leicht von den in Rede stehenden Skulpturen unterscheiden. Der Bau der Pellicula kann am besten durch Vergleich von Flächen- und Profilbildern klargestellt werden: auf diese Weise überzeugt man sich, daß die Pellicula nach außen knöpfchenartige bzw. leistenförmige Vorsprünge treibt, welche auf Präparaten die Farbe, gegenüber der fast farblos bleibenden Grundfläche, etwas intensiver festhalten. Die Tüpfelung der Pellicula erstreckt sich über den ganzen Körper, auch über die geißeltragende vordere Körperpartie, hier freilich in etwas spärlicherer Entwicklung.

Eine andre Deutung der geschilderten Gebilde in der Pellicula scheint mir wenigstens diskutabel zu sein: daß es sich nämlich um winzige, aus verschieden gestalteten Poren der Pellicula herausschwitzende Secret- bzw. Excrettröpfchen handelt. Ich darf in diesem Zusammenhang nicht verschweigen, daß die stäbchen- wie knöpfchenartigen Bildungen besonders deutlich nach Konservierung mit Osmiumsäuregemischen zum Vorschein treten. In fast übereinstimmender Weise ist die Struktur der Pellicula nach FRENZEL bei *Leidyonella cordobensis* Frenz. entwickelt. Die Stäbchen liegen hier »innerhalb der Substanz der Cuticula« und werden, obschon sie »fast wie Bacillen aussehen« als integrierende Bestandteile der Cuticula aufgefaßt (31, S. 308). Damit schließe ich die Schilderung der Körperbedeckung ab.

Von dem eigentlichen Körperplasma ist schwer etwas zu sagen, so überaus dicht sind die Tiere mit Holzfragmenten aller Art, kleineren und größeren gefüllt. Auf Präparaten, die in üblicher Weise mit Canadabalsam hergestellt sind, zeigen die Holzpartikelchen außerordentlich starke Lichtbrechung, welcher Umstand die Analyse sämtlicher Organellen des Tieres nicht unbeträchtlich erschwert. Immerhin dürfte in dem überwiegenden, die zwei hinteren Drittel umfassenden Körperabschnitt dichtkörniges Plasma vorliegen, während die vordere Körperpartie durchsichtiges, hyalines Plasma führt. In seltenen Fällen kommen im körnigen Plasma sphärische Ansammlungen von mikrokokken-

[1] Ich meine hier Fälle, wo die Größe des Körpers allein nicht ausschlaggebend ist.

artigen Parasiten vor. Ausnahmsweise zieht sich das Plasma unter der Einwirkung von Reagentien von der Pellicula zurück.

Die Kerne sind im großen und ganzen kranzartig in 2—3, ausnahmsweise 4 Etagen am Scheitel des Tieres angebracht, jeder Kern in distaler Richtung von einem deutlichen Parabasalapparat begleitet (Taf. XV, Fig. 25, Textfig. 7). Die Zahl der Kerne ist wechselnd, durchschnittlich mag sie etwa 100 betragen. Über die eigentliche Art der Verteilung der

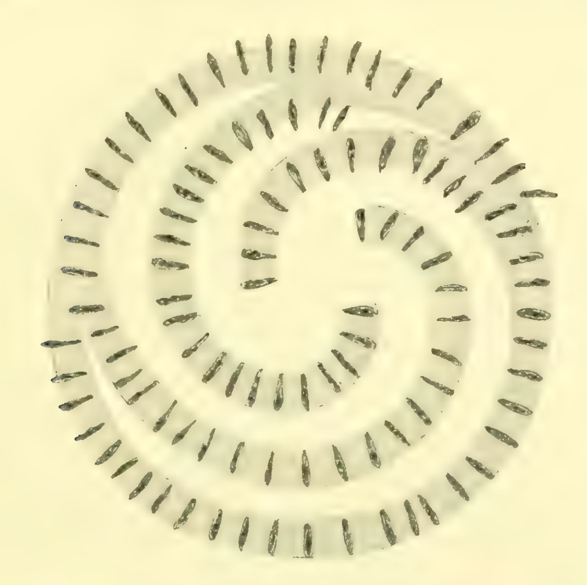


Textfig. 7.

Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Forma minor. Aufsicht auf den Scheitel. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 800.

Kerne am vorderen Körperpol sich ein genaues Bild zu machen, ist keineswegs leicht; die beim ersten Betrachten der Tiere zunächst sich bietende Möglichkeit, die Kerne folgten konzentrischen Kreisen, entspricht eben der Wirklichkeit nicht. Desgleichen liegt nicht etwa eine einfache Spirallinie vor. Der tatsächliche Sachverhalt ist viel komplizierter und läßt sich in seinem Schlußresultat so ausdrücken, daß zwischen den einzelnen Etagen an bestimmten Stellen Verbindungen, durch Kerne vermittelte Übergänge existieren. Indem ich bei einer Anzahl von Exemplaren die selten anzutreffende Scheitelansicht studiert habe, komme ich zu der

Überzeugung, daß in der gekennzeichneten Anordnung der Kerne morphologisch sich folgende Gesetzmäßigkeit mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit feststellen läßt. Die Kerne sind in etwa drei selbständigen Spirallinien angeordnet, welche in der aus der Textfig. 8 ersichtlichen Weise gegen den Scheitel convergieren, distal hingegen sich miteinander direkt berühren. Jeder beliebige vom Scheitel ausgehende Radius schneidet drei der genannten Spiraltouren, was dem tatsächlichen, in seitlicher Ansicht sich bietenden Bild entspricht und wodurch jeweilen in dieser — im Präparat fast ausschließlich vorliegenden — Ansicht der Eindruck von drei konzentrischen Kränzen erweckt wird. Mit



Textfig. 8.

Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Ideale Darstellung der Kerneverteilung am Scheitel. Die Kerne jeder Reihe sind durch ein fiktives Band zusammengehalten.

direkter Beobachtung in der Scheitelansicht stimmt es überein, daß das, was bei seitlicher Betrachtung als eine einheitliche Etage erscheint, je nach den verschiedenen Radien aus heterogenen Spiraltouren sich zusammensetzt, was aus der Textfig. 8 ohne weiteres zu entnehmen ist. Selbstverständlich wird das hier gegebene Schema nicht für jeden einzelnen Fall passen, Verschiebungen und Verzerrungen können das Bild noch weiter komplizieren, in andern Fällen hingegen etwa einzelne Abschnitte nicht zur Entwicklung kommen; ich glaube aber den allgemeinen Grundplan im Bau des Scheitelendes erkannt zu haben. Die

Fig. 7 stellt einen relativ einfachen, aus zwei ineinandergreifenden Spirallinien von Kerngruppen zusammengesetzten Fall dar.

Die Lage der Kerne wird durch diejenige der Blepharoblaste, welche in der äußersten Plasmaschicht verankert sind, ohne Zweifel mitbestimmt. Die stets in der Richtung der Radien des Querdurchschnitts in die Länge gezogenen Kerne liegen mit dem einen Pol den Blepharoblasten mehr oder weniger direkt an. Dieser Punkt dürfte denn auch eine Art festes Scharnier bilden, um welches der längliche Kern passiv, infolge der Gestaltsänderung des vorderen Körperteils, sowohl namentlich distal-proximal, wie aber auch seitlich nicht unerhebliche Bewegungen ausführen kann. Wenn so die Kerne gewisse Lagebeziehungen zu den Blepharoblasten zeigen, so läßt sich eine viel festere Beziehung zwischen diesen letzteren und andern Organellen wahrnehmen, indem hier direkte Verbindung vorliegt; diese Organellen sind: 1. ein stark entwickelter, blatt- bis zungenförmiger Parabasalapparat in oberflächlicher Lage, 2. ein feiner gegen die Körpermitte strebender Achsenfaden und schließlich 3. nach außen von der Körperbegrenzung, eine Gruppe von vier langen und zarten Flagellen. Die Textfig. 9 mag die gegenseitige Lage dieser sämtlichen Organellen in einem optischen Schnitt veranschaulichen.

Zur Besprechung der einzelnen Organellen übergehend, fange ich mit dem Kern an. Die Kerne sind, wie schon gesagt, von langgestreckter spindelförmiger Gestalt. Sie erscheinen ungefähr gleich groß in sämtlichen Etagen des Tieres, wohingegen der Parabasalapparat sich etwas anders verhält (s. d.). Eine deutliche Kernmembran ist stets vorhanden. Die innere Kernstruktur wird durch starken Chromatinreichtum durchaus verdeckt; die chromatischen Substanzen sind außerordentlich dicht im Kern angehäuft und nehmen sehr intensiv die Farbstoffe auf (Fig. 27 *a* u. *c*). Selten füllen die engverschlungenen chromatischen Strukturen den ganzen Kernraum aus. Die Regel ist, daß peripherisch an der Kernmembran ein transparenter Raum übrig bleibt. Der Kernbau zeigt somit in großen Zügen gewisse Ähnlichkeit mit demjenigen von *Devescovina*, und es gilt hier auch das für diese Gattung Gesagte, nämlich, daß die eigentümlichen Kernbilder zum Teil auf Schrumpfung des Kerninhalts zurückzuführen sind. Immerhin verweise ich auf die Ähnlichkeit, die mit Kernstrukturen von *Hexamitus fissus* Klebs nach Alexeieff besteht (3, S. 517, Fig. 13). Ein Binnenkörper läßt sich in dem stark färbaren Kern in der Regel überhaupt nicht unterscheiden, selten hebt sich seitlich ein kleines nucleolusartiges Gebilde ab. In vereinzelten Fällen kann man ein winziges Körnchen an dem äußer-

sten, vom Blepharoblasten abgekehrten Pol in der Nähe der Kernmembran beobachten.

Sicher dürften die Kerne nicht einfach im Körperplasma eingebettet liegen, vielmehr werden sie von Membranellen, die sich etwa mit der Suspensoriallamelle von *Devescovina* vergleichen lassen, gestützt. Doch sind diese Einzelheiten in dem dichten Gedränge der Kerne schwer zu eruieren, auch die benachbarten, außerordentlich stark lichtbrechenden Holzpartikelchen beeinträchtigen bedeutend die Untersuchung dieser Fragen.

Mit einem jeden Blepharoblasten steht ein stark entwickelter blatt-



Textfig. 9.

Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Optischer Schnitt. Halbschematisch. Vergr. 2000.

oder zungenförmiger Parabasalapparat in direkter Verbindung. Ist der Kern vom Blepharoblasten aus apicalwärts gerichtet, so schließt sich der Parabasalapparat in derselben Richtung im entgegengesetzten Sinne distalwärts an, und nimmt zum Teil durch seinen Ansatzpunkt bedingte, durchaus oberflächliche Lage im Körper des Flagellats ein (vgl. Textfig. 9). Das färberische Verhalten des Parabasalapparats, das diesen neben dem Kern zum augenfälligsten Bestandteil von *Stephanonympha* stempelt, ist das gleiche, wie bei *Devescovina* und *Parajoenia*. Mit Hermannscher Lösung wird der Parabasalkörper mehr oder weniger stark gebräunt, mit Eisenhämatoxylin läßt er sich tief schwärzen, bleibt aber bei weit-

fortgeschrittener Differenzierung nicht sichtbar; in diesem Fall kann der Parabasalkörper mit Eosin nachträglich, wenn auch nicht sehr deutlich kenntlich gemacht werden (Taf. XV, Fig. 28). Bei geeigneter Differenzierung, die in einer großen Anzahl von Flagellaten der Zufall da und dort besorgt, kann man durch die ganze Länge des Parabasalkörpers einen deutlichen feinen Parabasalfaden ziehen sehen (Taf. XV, Fig. 27 *c*). Während die Kerne der verschiedenen Etagen untereinander, wie oben gesagt, gleich sind, erscheinen die Parabasalkörper der distalen Reihe stets viel stärker als die übrigen entwickelt; sie nehmen hier auch oft eine im Bogen geschwungene Schlauch-, bzw. Keulenform an. Obschon meine Beobachtungen bezüglich des Parabasalapparats sowie der Anordnung der Kerne



Textfig. 10.

Stephanonympha silvestrii n. g. n. sp. Zwei Gruppen von Kernen mit Parabasalapparat; aus zwei verschiedenen Individuen. Halbschematisch.

sämtlich an konservierten Präparaten ausgeführt sind, so kann ich doch mit Bestimmtheit sagen, daß die typische in Textfig. 9 reproduzierte gegenseitige Lagerung von Kern und Parabasalapparat im Leben keineswegs stets unveränderlich bewahrt bleibt, was rücksichtlich der Kerne übrigens schon oben gestreift wurde. Den Parabasalkörpern kommt im Zusammenhang mit den wechselnden Gestaltsänderungen des Vorderkörpers des Flagellats weitgehende Flexibilität zu. Wenn die Kerne bei Formveränderungen des Tieres durch das umgebende Körperplasma in ihrer Lage so beeinflußt werden, daß sie distalwärts in Bezug auf den Blepharoblasten umgeschlagen erscheinen, dann sieht man die Parabasalkörper, offenbar durch den entstandenen Druck dazu veranlaßt, unter Vermittlung von mehr oder weniger langen Fäden den

Blepharoblasten zustreben (Textfig. 10); sicher gibt der Parabasalfaden die Grundlage für diese Bildung ab.

Von einem jeden Blepharoblasten zieht in einem Bogen medianwärts ein namentlich mit Eisen-Hämatoxylin deutlich nachweisbarer Achsenfaden; die Gesamtheit derselben tritt in der Längsachse des Tieres zu einem stattlichen Achsenfadenbündel zusammen. Die einzelnen Fäden liegen in demselben meistens locker beisammen, nicht selten verlaufen sie unter schwacher Torsion. Über die hintere Körperbegrenzung ragt das Bündel nicht hinaus.

Die etwa körperlangen, außerordentlich feinen Flagellen sind in der Vierzahl an einem jeden Blepharoblasten angebracht; bei oberflächlicher Betrachtung scheint jeweilen eine einzige Geißel vorzuliegen. Die streng etagenmäßige Anordnung der Blepharoblasten findet in dem Gesamtbestand der Geißeln keinen entsprechenden Ausdruck.

Andre Differenzierungen der Flagellatenzelle als die eben genannten, jeweilen mit einem Kern in Beziehung stehenden, sind bei der vorliegenden Gattung nicht vorhanden (vgl. hierzu w. u. die »Akaryomastigonten« von *Calonympha*).

Über die Art der Nahrungsaufnahme konnte ich am Leben keine besonderen Untersuchungen anstellen; doch dürfte es feststehen, daß die gesamte Körperoberfläche, mit Ausnahme des vorderen geißeltragenden Körperpols, sich an diesem Prozeß beteiligt. Ich möchte freilich nicht unterlassen zu erwähnen, daß die fein skulpturierte Pellicula stets den Eindruck eines durchaus unversehrten, die ganze Körperoberfläche gleichmäßig umspannenden Häutchens hervorruft, und daß es wirklich schwer fällt, mit diesem Umstand die massenhafte Ansammlung plumper und kantiger Holzfragmente im Körperinnern zu vereinigen. Doch ist bestimmt kein andrer Weg der Nahrungsaufnahme als unter offensichtlicher Verletzung der Pellicula vorhanden; es muß dem Tiere das Vermögen zugesprochen werden, die so entstandenen Risse in der Pellicula momentan zur Verheilung zu bringen.

Die Kernteilung verläuft simultan in allen Kernen, so daß man in einem Tier stets nur ein Teilungsstadium antrifft (Taf. XV, Fig. 28). Mit zu den ersten Anzeichen der Teilung gehört der Umstand, daß die Kerne ihre in Etagen festgefügte Lage aufgeben und ohne jede Regelmäßigkeit durch das ganze Plasma zerstreut, jedoch stets nur in rein oberflächlicher Verteilung, zu liegen kommen. Das Körperplasma zeigt in Tieren, wo die Kernteilung sich abspielt, keinerlei Abweichungen vom gewöhnlichen Zustand; es kann über und über mit Holzpartikeln allerlei Größe gefüllt sein. Während der Blepharoblast, die Geißeln

sowie der Parabasalapparat den sich zur Teilung anschickenden Kern stets begleiten, gehen die Beziehungen zum Achsenfaden mit Aufgabe der normalen Lage des Kernes verloren. Die apicalen Teile der Achsenfäden unterliegen anscheinend einer Resorption, während im übrigen der alte kompakte Achsenfadenbündel während der Kernteilung eine Zeit lang persistiert (Taf. XV, Fig. 28).

Die Kerne nehmen zunächst runde Gestalt an — vielleicht ein nicht uninteressanter Hinweis darauf, daß die normale Kerngestalt durch sekundäre Momente statischer und sonstiger Natur bedingt wird (Taf. XV, Fig. 29 rechts). Frühzeitig schon liegt einem jeden Kern die stabförmige extranucleäre Spindel an; an den Polen läßt sich mit Eisen-Hämatoxylin je ein deutliches Körperchen nachweisen. Wenn man die zur Teilung sich anschickenden Kerne in Profilansicht des Tieres zu sehen bekommt, so gewahrt man Flagellen, welche aus den polar an der Spindel angebrachten Körperchen entspringen (Taf. XV, Fig. 28). Aus dieser Beobachtung ließe sich der Schluß ziehen, daß das zuletzt genannte Körperchen, das seiner Lage nach als Centriol anzusprechen wäre, das Produkt der Zerteilung des Blepharoblasten ist, und daß die Spindel als Desmose des Blepharoblasten gebildet wird, in welchem Fall volle Übereinstimmung mit den Angaben Dobells für Trichomonaden vorliegen würde. Doch glaube ich darauf hinweisen zu müssen, daß möglicherweise nur die Kleinheit der Verhältnisse es nicht erlaubt, zwischen einem Centriol und einem Blepharoblasten zu unterscheiden, und daß die Teilung dieses letzteren unabhängig von der Spindelbildung verläuft aber doch derart, daß die Teilprodukte den mit winzigen Centriolen versehenen Spindelpolen dicht anliegen. Praktisch läßt sich, wie gesagt, dieser Nachweis bei *Stephanonympha* nicht durchführen und so werde ich fortan von Blepharoblasten an den Spindelpolen reden.

Die Spindel übertrifft anfänglich den Durchmesser des Kernes, später streckt sich dieser letztere derart, daß seine Pole mit den Spindelpolen annähernd zusammenfallen, wodurch der Kern eine eigentümliche hutförmige Gestalt annimmt. Die außerordentlich deutlich sichtbare Kernmembran bleibt während des ganzen Teilungsprozesses erhalten. Unter Wachstum der Spindel schreitet die Streckung des Kernes in der Richtung derselben weiter, es erfolgt eine biskuitförmige äquatoriale Eindellung der Kernmembran, die schließlich zur völligen Durchschnürung führt. Das Verhalten der chromatischen Substanz verrät wenig Eigentümliches. Es liegen kornartige Chromosomen vor, die aber infolge der dichten Aneinanderlagerung die Einzelheiten nicht

hervortreten lassen; oft sind die Chromosomen infolge der starken Färbung überhaupt nicht zu unterscheiden.

Der Parabasalapparat wird in der Weise geteilt, daß im Zusammenhang mit dem einen Spindelpol der Parabasalkörper unverändert erhalten bleibt, während am andern Pol ein neuer winziger Parabasalkörper gebildet wird, wie das die Fig. 29, Taf. XV, in aufeinanderfolgenden Stadien illustriert. Ob die Grundlage für diese Neubildung von einem mitübernommenen Partikelchen des alten Parabasale herstammt, ist in dem mit stark lichtbrechenden Fremdgebilden erfüllten Plasma schwer zu entscheiden.

Auch über die Verteilung der Geißeln auf die Tochterblepharoblasten ist schwer absolute Gewißheit zu erlangen; aller Wahrscheinlichkeit nach werden je zwei alte Geißeln den Spindelpolen zugeteilt, während je zwei neue nachträglich hervorsprossen.

Die Kernteilung wird bei *Stephanonympha* relativ sehr selten angetroffen und es fehlen mir Stadien, welche beweisen würden, daß die Achsenfäden nichts andres als persistierende, enorm in die Länge gewachsene Spindeln sind. Doch dürfte nach dem, was ich für die verwandte Gattung *Calonympha* weiter unten mitzuteilen habe, kein Zweifel bestehen, daß dieser und kein andrer Sachverhalt vorliegt. Die Durchschnürung des Körpers in zwei Tochtertiere konnte ich nicht antreffen.

Eine andre Art der Kernvermehrung als die geschilderte Zweiteilung wird nicht beobachtet. Ohne Zweifel dürfte eine rein multiplicative Vermehrung der Kerne innerhalb eines Individuums von einer zur Körperteilung führenden Kernvermehrung unterschieden werden. Doch sind mir Einzelheiten darüber nicht bekannt.

Cystenbildung fehlt bei *Stephanonympha*.

b. Forma major.

Wie die obige Benennung es besagt, unterscheidet sich die jetzt zu besprechende Form von der vorhin genannten durch ihre bedeutendere Körpergröße. Exemplare von 0,136 mm im längeren Durchmesser bilden die Regel, größere kommen hier und da vor. Niemals fehlen diese großen Flagellaten neben der Forma minor ganz; sie sind aber durchwegs viel seltener.

Die Körpergestalt ist oval. Der bei der Forma minor oft sehr deutlich ausgeprägten birnförmigen Gestalt begegnet man hier selten oder kaum. Der zarten Pellicula dürfte bei beiden Formen der gleiche Resistenzgrad zukommen. Da aber die Gesamtmasse des Plasmas mit seinen reichhaltigen Einschlüssen bei der Forma major viel beträcht-

licher ist, so kommen bei diesem Flagellat im Gegensatz zur Forma minor im Ausstrichpräparat gelegentlich Deformationen vor; da und dort gewahrt man etwa ein unregelmäßig sackartig gestaltetes Tier, was namentlich für besonders große Exemplare zutrifft.

Daß die feinere Struktur der Pellicula einen auffallenden Unterschied gegenüber der Forma minor zeigt, ist schon früher erwähnt worden. Vom homogenen Grund der Pellicula heben sich in gewissen Abständen rundliche bis ovale winzige Knöpfchen ab, welche die Farbe etwas intensiver festhalten (Taf. XIV, Fig. 23*b*); auch hier kann man sich bei Profileinstellung überzeugen, daß die Knöpfchen über die Fläche der Pellicula hinausragen (Fig. 23*a*). Manchmal liegen zwei Knöpfchen dicht beisammen, so daß der Eindruck einer Teilung erweckt wird. Am vorderen flagellentragenden Pol fehlen die Differenzierungen der Pellicula. Mit absoluter Sicherheit kann man, wie schon erwähnt, die beiden *Stephanonympha*-Formen lediglich auf Grund der Pellicularstruktur voneinander unterscheiden.

Das vordere flagellentragende Körperende weist nicht die typische Verteilung von Organellen auf, welche die Forma minor auszeichnet und welche die Wahl des Gattungsnamens bedingt hatte. Kerne, Blepharoblasten, Parabasalkörper sind für gewöhnlich in dichter Anhäufung unregelmäßig am vorderen Körperpol verteilt (Taf. XV, Fig. 26); in andern Fällen läßt sich eine gewisse regelmäßige Anordnung, welche etwa an diejenige der Schuppen im Tannenzapfen erinnert, nicht verkennen. Der charakteristische etagenmäßige Aufbau der Kernreihen von Forma minor fehlt aber hier stets.

Die Zahl der Kerne und der im Zusammenhang mit denselben stehenden Organellen variiert stark; Zahlen um 150 herum sind keine Seltenheit. Die Kerne sind von spindelförmiger Gestalt, bald mehr gestreckt, bald gedrungen, immer mit deutlicher Kernmembran ausgestattet. Im allgemeinen sind dieselben größer und weniger stark in der Richtung des längeren Durchmessers gestreckt, als das bei der Forma minor der Fall ist. Was die Kerne der Forma major in den meisten Fällen schon auf den ersten Blick von denjenigen der Forma minor unterscheiden läßt, ist der Umstand, daß die überwiegende oder sogar anscheinend die gesamte Chromatinmenge des Kernes in einem großen deutlichen Binnenkörper konzentriert erscheint; der Außenkern führt in der Regel nur spärliche, manchmal wie gesagt, überhaupt keine ohne weiteres sichtbare Chromatinbrocken[1] (Taf. XV, Fig. 26 und 27*b*). Nach

[1] Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß die Fig. 26 bei schwächerer Vergrößerung entworfen ist, als die Fig. 25.

Größe und Bau der Kerne lassen sich die beiden *Stephanonympha*-Formen, wenn man auch von den übrigen Differenzmerkmalen absieht, fast stets mit absoluter Sicherheit voneinander unterscheiden. Trotzdem dürften die Unterschiede nicht die wesentlichen Züge im Bau der Kerne betreffen, sondern sich lediglich auf mehr sekundäre Beeinflußung der Kernkonstitution beziehen. Praktisch läßt sich der Unterschied dahin kurz präzisieren, daß F. major mehr lockere, F. minor hingegen dichtere Konstitution der Kerne aufweist; vielleicht darum erscheinen die Kerne im letzteren Fall relativ chromatinreicher.

Ein kleiner Blepharoblast liegt jeweilen in der Nähe des einen Kernpols. Von einem jeden Blepharoblasten zieht ein Achsenfaden gegen die Medianlinie des Körpers, woselbst sämtliche Achsenfäden sich zu einem starken Achsenfadenbündel, das bis an das hintere Körperende reicht, vereinigen. Gleichfalls in Verbindung mit den Blepharoblasten wird ein Parabasalapparat beobachtet, welcher ähnliche Ausbildung zeigt, wie bei der vorher besprochenen Form. Einem jeden Kern somit entspricht ein Parabasalapparat. Von den Blepharoblasten aus entspringen die überaus langen Geißeln. Es hat den Anschein, als wenn jeweilen nur eine Geißel aus einem Blepharoblasten ihren Ursprung nähme; sicher dürften aber auch hier, wie bei der Forma minor kleine Gruppen von Flagellen vorliegen.

Wie bei der Forma minor, so findet man auch bei der vorliegenden Form das Körperinnere vollständig mit Holzfragmenten als Nahrungsbestandteilen ausgefüllt.

Einige von mir beobachtete Stadien der Kernteilung fügen sich in das oben für die Forma minor entworfene Bild ein.

In wenigen Fällen, wo die Tiere extreme Größe erreichen und im Zusammenhang damit unregelmäßige Gestalt aufweisen, scheint die Möglichkeit einer Disgregation der Flagellaten in kleinere etwa einkernige Elemente sehr nahe zu liegen. Doch ist dieser Vorgang, der für die Feststellung des Entwicklungscyclus von *Stephanonympha* von Bedeutung wäre, von mir niemals trotz besonderer daraufhin gerichteter Aufmerksamkeit beobachtet worden.

In bezug auf die Bewertung der beiden von mir beschriebenen Formen von *Stephanonympha silvestrii* kann heute noch nicht das letzte Wort ausgesprochen werden. Wären die beiden Formen in ihrem Vorkommen auf zwei verschiedene Wirte verteilt, so würde ich nicht daran zweifeln, sie als zwei Species zu unterscheiden. Daß sie aber stets in

ein und demselben Darm nebeneinander gefunden werden, hält mich von einer solchen Auffassung ab. Übergänge zwischen den beiden Formen sind nicht vorhanden; wo etwa in einigen Fällen der Kernbestand die Unterschiede nicht genügend deutlich markiert, da sind solche schon in der abweichenden Struktur der Pellicula gegeben.

Die nächstliegende Deutung in Anbetracht einer Differenzierung nach zwei Richtungen hin ist diejenige der sexuellen Spezialisierung; die beiden Flagellatenformen hätten zweierlei Gameten zu erzeugen. Ich habe meine reichhaltige Präparatensammlung von diesem Gesichtspunkt aus besonders eingehend untersucht, ohne irgendwelche Anhaltspunkte für die sexuelle Differenzierung zu finden. Ein Zerfall der vielkernigen Flagellaten in einkernige Elemente ist weder bei der Forma minor noch bei der Forma major beobachtet worden, und unter den kleinen einzelligen Flagellaten, welche einen Bestandteil der überaus reichen und bunt zusammengesetzten Protozoenfauna des Termitendarmes ausmachen (s. w. u.), läßt sich keine einzige auf Grund eben ihres Kernbaues mit Sicherheit auf etwaige Disgregation der vielkernigen *Stephanonympha* zurückführen.

Demnach muß bis auf weiteres die provisorische voraussetzungslose Unterscheidung der beiden Formen beibehalten werden.

Diagnose der Gattung *Stephanonympha* Janicki:

Große Flagellaten, deren Scheitel von körperlangen Geißeln dicht bedeckt ist. Die Kerne sind in großer Anzahl am Scheitel, sei es in Spirallinien bzw. mehr oder weniger konzentrisch, sei es ohne besondre Anordnung, eingebettet; jedem Kern entspricht ein Blepharoblast mit einer Geißelgruppe, mit Achsenfaden und Parabasalapparat. Die Gesamtheit der Achsenfäden tritt zu einem Achsenfadenbündel zusammen.

Typ.-Art: *St. silvestrii* Janicki; im Enddarm von *Calotermes castaneus* Burm. (Honolulu).

4. Oxymonas granulosa n. g. n. sp.

Diese Form, welche in relativ geringer Anzahl im Enddarm hawaischer Termiten vorkommt, variiert wenig in der Größe und mißt durchschnittlich in der längeren Achse 0,023 mm. Ihre Gestalt ist regelmäßig oval, das vordere Körperende wird oft in einen spitzen, langen, rüsselartigen Fortsatz ausgezogen (Taf. XVII, Fig. 47, 48, 49). Die Pellicula ist sehr zart und entbehrt besonderer Strukturen. Das Plasma erscheint infolge seiner besonderen Einschlüsse auffallend ver-

schieden von demjenigen etwa von *Devescovina*; es enthält in bald mehr, bald weniger gleichmäßiger Verteilung große, fettartig erscheinende Kugeln, welche durch Osmiumsäure-Gemische stark gebräunt werden und wohl dazu beitragen, daß das gesamte Körperplasma im Gegensatz zu demjenigen von *Devescovina* keinen eosinophilen Charakter hat. Nicht unähnliche rundliche Inhaltsgebilde finden sich gelegentlich auch bei *Devescovina*, so namentlich in den Teilungszuständen, ferner auch bei der Gattung *Foaina*, in welch letzterem Fall dieselben aber nicht so gleichartig geformt sind wie bei *Oxymonas* und eine andre Natur zu verraten scheinen. Allein im großen und ganzen, als regelmäßiger Bestandteil des Plasmas, sind die genannten Kugeln für *Oxymonas* speziell charakteristisch.

Über die Natur dieser Einschlüsse war ich längere Zeit im unklaren und neigte dazu, dieselben als Fettgebilde anzusprechen. Indessen führt *Oxymonas*, wenn nicht regelmäßig, so doch sehr oft, Holzpartikelchen in seinem Leibe, gelegentlich in beträchtlicher Menge, mitunter sogar werden Holzfragmente angetroffen, die mehr als $^1/_3$ des Tieres ausmachen, Verhältnisse, welche nebenbei gesagt das Studium der Anatomie erschweren. Nun konnte ich die Beobachtung machen, daß die Holzpartikelchen im *Oxymonas*-Körper sich färberisch ähnlich verhalten, wie die eben genannten Granulationen, und daß ferner unregelmäßig gestaltete, größere Holzteilchen, allmählich offenbar rundliche Gestalt bekommen und in die Granula übergehen. Meiner Meinung nach besitzt somit das Plasma von *Oxymonas* die Fähigkeit, Holz in einer besonderen Art und Weise zu bearbeiten, und als Produkt dieser Bearbeitung lagern sich im Flagellatenkörper die meist bräunlich erscheinenden großen Granula ab. Oftmals findet man die Mitte der Tiere von unregelmäßig gestalteten Holzteilchen besetzt; vorn hingegen in der Umgebung des Kernes, zum Teil auch hinten liegen nur die typischen Granula, eine Anordnung, welche bis zu einem gewissen Grade für die vorgebrachte Deutung spricht. Ich glaube, daß *Oxymonas* bei gleicher Nahrungsquelle wie die übrigen Flagellaten der Termiten ihre Nahrung in spezifischer Weise zu verarbeiten imstande ist.

Ausnahmsweise habe ich diese Flagellaten mit großen Bakterien vollgefüllt beobachtet, ein ähnliches Bild, wie Alexeieff es für *Monas vulgaris* darstellt (1, Fig. 1*d*, S. 99).

Der große, regelmäßig ovale, nahe am Vorderende angebrachte Kern ist so charakteristisch gebaut, daß man an ihm allein unter der großen Anzahl übriger Flagellaten des Termitendarmes die in Rede stehende Gattung erkennt (Taf. XVII. Fig. 47 u. f.). Die Kernmembran ist sehr

deutlich, das Chromatin in Form feiner gleichartiger Körnchen im Kernraum verteilt; doch bleibt eine innere, etwa oval umschriebene Zone chromatinfrei und erscheint vollkommen transparent. Diese, nicht immer genau central befindliche Zone beherbergt nun mit großer Konstanz zwei Bestandteile, die ohne weiteres in die Augen fallen: einen größeren, regelmäßig runden, ausgesprochen eosinophilen, im übrigen wenig tingierbaren, durchaus homogen erscheinenden Binnenkörper, sowie ein daneben liegendes, typisch chromatisches kleines Gebilde von länglicher Gestalt, das ich mit dem Namen Entosom belegen will (Taf. XVII, Fig. 47). Delafields Hämatoxylin färbt außerordentlich intensiv das Entosom, der Binnenkörper nimmt hingegen diese Farbe nur mäßig an, färbt sich aber, wie gesagt, stark mit Eosin. Nur bei sehr starker Eisen-Hämatoxylinfärbung verschwinden die Unterschiede in der Färbbarkeit der beiden Komponenten des Kernes, sonst treten dieselben außerordentlich deutich zutage. Diese Konstitution des Kernes ist für seinen Ruhezustand charakteristisch. Ohne daß irgendwelche andre deutliche Anzeichen einer beginnenden Kernteilung vorlägen, lassen sich verschiedene Veränderungen an den beiden Inhaltsgebilden des Kernes wahrnehmen. Das Entosom kann sich teilen unter Bildung einer undeutlichen Desmose; die Teilprodukte können abermals eine Teilung erleiden, so daß eine Tetrade zum Vorschein kommt (Taf. XVII, Fig. 51*c*, *b*). Gelegentlich bleibt das Entosom einheitlich, der Binnenkörper aber wird geteilt und polar in bezug auf das erstere angeordnet (Taf. XVII, Fig. 48). Daran schließen sich weitere, in Fig. 51 abgebildete Modifikationen an, welche wohl alle als Vorstadien zur Kernteilung aufzufassen wären. Eine gewisse Ähnlichkeit im Bau des Kernes besteht beim Vergleich mit *Chilomonas paramaecium* nach Alexeieff, namentlich im Cystenzustand (3, Fig. 14, 1, S. 519), wo neben dem Caryosom ein kleines stark färbbares Entosom dargestellt wird; allerdings ist hier das Caryosom (das dem Binnenkörper bei *Oxymonas* entsprechen würde) Träger von Chromatinkörnern, was für *Oxymonas* nicht zutrifft.

Durch die ganze Länge des Flagellaten zieht geradlinig ein feiner Achsenstab hindurch. Er ist überall von gleichem Querschnitt, somit im Gegensatz etwa zu *Devescovina* einfach stabförmig; hinten ragt er da und dort über den Körper hinaus, vorn beschreibt er einen schwachen Bogen, um den Kern, dem er dicht anliegt, zu umgehen, und setzt sich in der Regel, doch wie es scheint nicht immer bis an die äußere Peripherie des Körpers fort. Irgendwelche deutliche Beziehungen des Achsenstabes zum Kern wie etwa bei *Lophomonas* sind nicht nachweisbar. Die Eigen-

tümlichkeit der Gattung, gelegentlich einen langen, spitzen, rüsselartigen Fortsatz am vorderen Körperende auszubilden, scheint mit der Beschaffenheit des Achsenstabes in Zusammenhang zu stehen: ich habe Fälle beobachtet, wo der Achsenstab sich anscheinend in den rüsselartigen Fortsatz auszieht und dessen Grundlage abgibt. Doch muß ich die Schwierigkeit der diesbezüglichen Untersuchungen hervorheben, und ein derartiges »Sich-ausziehen« des Achsenstabes scheint mir in seinem Mechanismus nicht leicht vorstellbar. Ich begnüge mich vorläufig mit dem bloßen Hinweis auf diese Tatsache, die durch die Fig. 47—49, Taf. XVII, illustriert wird.

Leider bin ich über die Zahl und Beschaffenheit der Geißeln im Ungewissen geblieben. Die Schwierigkeit, dieselben hier zu beobachten, ist im Gegensatz zu den übrigen jeweilen im gleichen Präparat vorhandenen Flagellaten so groß, daß ich die Vermutung nicht unterdrücken kann, die vorliegende Gattung mache geißellose Zustände durch, und diese bezögen sich namentlich auf das Vorhandensein des — vielleicht vicariierend auftretenden — langen rüsselartigen Fortsatzes am vorderen Körperende. Immerhin habe ich Formen mit zwei Geißeln, die in zwei Basalkörperchen wurzeln, beobachtet; von den Basalkörpern scheinen zwei Rhizoblaste gegen den Kern bzw. gegen den Achsenstab hin zu ziehen. Die Basalkörperchen kann man auch am Grunde des rüsselartigen Fortsatzes feststellen (Taf. XVII, Fig. 49); ob die Geißeln in diesem Fall mit dem Rüssel etwa verschmelzen, bleibt fraglich. Im Zusammenhang mit dem Kern und mit dem Geißelapparat stehen Membranen, welche den Kern umfassen; sie scheinen an einem bestimmten Punkt des Achsenstabes zu inserieren. Oft kommt es unter Vermittlung derselben vor dem Kern zur Bildung eines abgeschlossenen, von transparenter Flüssigkeit erfüllten Raumes (Taf. XVII, Fig. 52), der namentlich während der Teilungsperiode regelmäßig beobachtet wird (Taf. XVIII, Fig. 56, 57, 60). Alle die geschilderten Verhältnisse bedürfen einer weiteren Nachprüfung und Ergänzung unter Berücksichtigung lebenden Materials, was mir nicht mehr möglich war.

Ein Parabasalapparat ist bei der vorliegenden Gattung nicht nachweisbar. Von der Erörterung der Frage, inwiefern etwa zwischen der Abwesenheit eines Parabasalapparats und dem besonderen, eben besprochenen Modus der Holzbearbeitung im Stoffwechsel dieses Flagellats eine Beziehung zu vermuten wäre, sehe ich hier ab und verweise im übrigen auf den weiter unten folgenden Abschnitt des allgemeinen Teiles, über den Parabasalapparat.

Sicher dürfte den hier vorliegenden eigenartigen Formen eine

besondere Lebensweise unter der großen Anzahl der übrigen Flagellaten im Termitendarm zukommen. So habe ich z. B. um ein Detritushäufchen neben ganz kleinen Flagellaten andrer Gattungen ausschließlich in großer Anzahl *Oxymonas* angesammelt beobachtet; ihre Vorderenden waren alle nach dem Klumpen organischer Substanz zu gerichtet. Meine anfängliche Vermutung, *Oxymonas* setze sich mit Hilfe ihres spitz ausgezogenen Vorderendes an die Darmwand fest, steche gewissermaßen diese letztere ein, hatte sich auf Schnitten durch den infizierten Enddarm nicht bestätigt. Hingegen finde ich auf Schnitten, die von Fräulein Dr. A. Foà von chilenischen Termiten angefertigt worden sind und welche mir vorgelegen haben, Formen, die im großen und ganzen der Gattung *Oxymnoas* ähnlich sehen — so im Bau des Kernes, Besitz des Achsenstabes usw. — und an der Darmwand mit Hilfe des spitzen, langen Vorderendes festhaften; gelegentlich sind die Tierchen zu ganzen Häufchen — mit den Vorderenden convergierend — vereinigt. Eine Verwechslung mit *Devescovina* ist ausgeschlossen. Niemals habe ich im Ausstrichpräparat die in Rede stehenden Formen angetroffen; sollten sie etwa ausschließlich an der Darmwand festgeheftet sitzen und beim Ausstrich des Darminhalts somit nicht auf das Präparat gelangen? Leider sind Einzelheiten über den Bau dieser Flagellaten chilenischer Termiten auf Schnitten nicht mehr kenntlich.

Über die Ernährung dieser Parasiten ist schon das meiste oben vorweggenommen worden. Es sei nur noch bemerkt, daß eine besondere Mundöffnung nicht beobachtet werden konnte. Es werden derart große Holzstückchen bewältigt, daß wohl jede Körperpartie, mit Ausnahme der nächsten Umgebung des Kernes zur Aufnahme geformter Nahrung gleich befähigt sein dürfte.

Die Kernteilung bei *Oxymonas* konnte ich nur recht unvollkommen studieren, weil diesbezügliche Vorgänge nur sehr selten angetroffen werden und die Bilder außerdem durch reichliche Holznahrung im Körperplasma verundeutlicht werden. Unentschieden bleibt vor allem eine mich besonders interessierende Frage, ob nämlich die Kernteilung unter Bildung einer inter- oder extranucleären Spindel sich abspielt, eine Frage, welche die Entwicklungsgeschichte des Achsenstabes der Tochtertiere anbetrifft. Abgesehen von den vorbereitenden, in ihrer Bedeutung für die Kernteilung leider nicht klaren Vorgängen am Binnenkörper und Entosom, dokumentiert sich die eigentliche Teilung in einer biskuitförmigen Streckung des Kernes, der seine Kernmembran stets bewahrt, in der Ansammlung des dichtkörnigen Chromatins in Form von zwei stark gewölbten Kappen und Auftreten einer voluminösen stabför-

migen Spindel (Taf. XVIII, Fig. 53); diese letztere liegt excentrisch in bezug auf die Chromatinkappen, hingegen, so viel es sich beurteilen läßt, innerhalb der Kernmembran. Vom Binnenkörper bzw. Entosom konnte ich auf diesem Stadium nichts beobachten; auf Grund von Ähnlichkeit im färberischen Verhalten habe ich vermutet, die Spindel wäre auf eine Desmose des Binnenkörpers zurückzuführen, dem stellt sich aber die Beobachtung der frühzeitigen Teilung des Binnenkörpers entgegen, und zwei verschiedene Modalitäten glaube ich vorerst nicht annehmen zu müssen. Ein weiteres Stadium ist in Fig. 54 abgebildet, auch hier gilt das über die Spindel Gesagte. Die Telophasen werden öfter beobachtet, und sind charakterisiert durch einseitige Anordnung des Chromatins im bläschenförmigen, aber doch meist etwas unregelmäßig gestalteten Kern (Taf. XVIII, Fig. 55, 56). Diese einseitige, und zwar stets polare Konzentration des Chromatins führe ich nicht auf Schrumpfung zurück. Die einzelnen Chromatinkörner, die aber kaum als echte Chromosomen aufzufassen wären, liegen jetzt lockerer und lassen deutlich, offenbar durch Lininfäden gestützt, eine reihenweise Anordnung erkennen, welche Reihen mitunter gegen einen Punkt zu konvergieren scheinen. Es erinnert ein solches Verhalten an die für Euglenen charakteristischen »chromospires« DANGEARDS, wie solche u. a. von ALEXEIEFF bei *Anisonema grande* beschrieben worden sind (8, S. 348, Fig. II*b*); auf eine ähnliche reihenweise Anordnung der Chromatinelemente hatte bei *Oxyrrhis marina* zuerst SCHAUDINN, später in eingehenderer Weise SENN aufmerksam gemacht (eine Konvergenz der Reihen fehlt allerdings in dem letztgenannten Fall). Die einander zugekehrten Teile der beiden Kerne erscheinen zunächst vollkommen transparent, in ihnen tritt sodann ein mit Eisen-Hämatoxylin stark färbbares Gebilde auf, das ich für das Binnenkorn halte (Taf. XVIII, Fig. 57). Auch bezüglich des Auftretens der transparenten Kernzone muß ich auf Übereinstimmung mit *Oxyrrhis* nach SENNS Untersuchungen hinweisen (77, Fig. 23, Taf. XXX); allerdings wird diese Bildung im Text nicht besonders erwähnt. Die Telophasen scheinen mir unverkennbar auf die Gegenwart einer extranucleären, etwa fadenförmigen Spindel hinzuweisen; in Fig. 55 habe ich extranucleäre, jeweilen in einem hellen Hof gelegene Centriolen, in deren Deutung ich mich kaum zu täuschen glaube, abgebildet und ähnliche Gebilde habe ich noch auf einem späteren Stadium (Fig. 56) wahrgenommen. Die zunächst einheitliche extranucleäre Spindel wird in zwei Stücke geteilt, welche tangential einem jeden Kern anliegen und zur Grundlage der Tochterachsenstäbe werden durften (Fig. 56). Der Rest des alten Achsenstabes ist da

und dort sichtbar. Typisch für diese Stadien ist die Abgrenzung einer transparenten Plasmaportion durch besonders gestaltete Membranen in unmittelbarer Nachbarschaft der Kerne, und zwar an der Stelle, wo die Centriolen liegen oder liegen sollten, welche Stelle das spätere Vorderende des Tochtertieres markiert; diese transparente Plasmaportion erhält sich später auch in ausgereiften Exemplaren, ist aber nicht mit der Deutlichkeit, wie während der Telophasen, nachweisbar. Schließlich nehmen die Kerne die normale Zusammensetzung an; auf welche Weise das Entosom entsteht, kann ich nicht berichten.

Nachdem die beiden Kerne mit den zugehörigen Membranellen und die beiden Achsenstäbe ausgebildet sind, nehmen diese Organellen die aus Fig. 60, Taf. XVIII, ersichtliche Anordnung an, die ich mehrmals beobachtet habe. Eine bloße Längsteilung des Körpers dürfte jetzt zur Bildung zweier Tochtertiere führen. Mehrkernige Formen habe ich als Regel nicht beobachtet, in einem einzigen Fall jedoch ein dreikerniges Flagellat; die drei Kerne lagen alle beisammen am vorderen Körperende. Über das Verhalten der Geißeln bei der Teilung kann ich nichts berichten.

So bedarf der Kernteilungsvorgang bei *Oxymonas* noch einer weiteren Klärung. Einstweilen reiht sich dieser Vorgang nicht restlos dem bei den übrigen Flagellaten beobachteten an und kann, infolge der zunächst sich widersprechenden Befunde in einzelnen Teilungsphasen, bei einer vergleichenden Betrachtung über die Kernteilung nicht verwertet werden. Unter allem Vorbehalt möchte ich die Frage aufwerfen, ob der Achsenstab von *Oxymonas* nicht mit der »benderella subassile contrattile« Grassis bzw. »Flagellum« Porters bei *Dinenympha* Leidy (bzw. *Pyrsonympha* Leidy) homolog wäre. Dieses Organell im Körper von *Dinenympha* scheint aber nach Grassi mit einem Achsenstab nicht vergleichbar zu sein (»L'omologia della benderella assile col bastoncello assile sembra dubbia« 37 S. 735).

Cystenbildung ist nicht beobachtet worden.

Von einer Gattungsdiagnose sehe ich in Anbetracht der nicht vollkommen sicheren Angaben bezüglich der Geißeln vorderhand ab.

Ich möchte nicht unterlassen, hier auf Beziehungen hinzuweisen, welche mir zwischen der eben beschriebenen Form und *Microrhopalodina enflata* Grassi aus dem Enddarm von *Calotermes flavicollis* (Italien) zu bestehen scheinen. Nach Grassi fixiert sich ein mit einem Kern und einem Blepharoblast ausgestatteter Flagellat unter Verlust der Geißeln mit dem Vorderende an der Darmwand; diese festsitzenden Formen

wachsen sehr beträchtlich in die Größe, nehmen flaschenförmige Gestalt an (»forma di fiasco«) und werden vielkernig bzw. auch mit vielen Achsenfaden und Blepharoblasten versehen. In dieser Vielkernigkeit von *Microrhopalodina* liegt gewiß ein Unterschied gegenüber *Oxymonas*, doch scheint mir dieser nicht sehr wesentlicher Natur zu sein. Im Plasma der festsitzenden *Microrhopalodina* beobachtete GRASSI besondere rundliche Körperchen (»corpuscoli speciali tondeggianti«), welche möglicherweise mit den vorhin besprochenen Inhaltsgebilden im Plasma von *Oxymonas* zu vergleichen wären. Holznahrung wird auch hier aufgenommen. Inwiefern die für die Granula von *Oxymonas* gegebene Erklärung auch für *Microrhopalodina* Geltung haben sollte, entzieht sich meiner Beobachtung. Schließlich bemerke ich, um die übereinstimmenden Züge hervorzuheben, daß nach GRASSI bei *Microrhopalodina* die Parabasalkörper entweder nur schwer oder überhaupt nicht nachweisbar sind. Meiner Ansicht nach würde hier ein Fall von physiologischer Analogie vorliegen, welche eine gewisse morphologische Übereinstimmung im Gefolge hat. Doch muß vor allem die Gattung *Oxymonas* besser studiert werden, bevor an den Ausbau des obigen provisorischen Vergleichs gedacht werden kann.

5. Foaina gracilis n. g. n. sp.

Die hierher gehörenden Flagellaten treten in zwei Formen auf, einer größeren und kleineren, die ich als Forma major bzw. minor unterscheiden werde; es scheint eine Parallelerscheinung zu den zwei Formen von *Stephanonympha* vorzuliegen. *Foaina* ist im allgemeinen eine sehr seltene Gattung im Darm hawaischer Termiten; gelegentlich tritt sie aber in größerer Anzahl auf, die Verteilung auf die beiden Formen ist eine ungleichmäßige. Die Gattung widme ich Frl. Dr. ANNA FOÀ, Assistentin am Istituto di Anatomia Comparata in Rom.

a) Forma major.

Dieser stark in die Länge entwickelte Flagellat erreicht den maximalen Durchmesser von 0,034 mm. Die Körpergestalt ist charakteristisch: vorn ist das Tierchen abgerundet, und zwar nicht streng symmetrisch, der übrige Körper ist ein wenig breiter als das Vorderende; konstant ist eine einseitige Einkerbung am Übergang vom Vorder- in den Mittelkörper, sie entspricht der Seite, wo der Blepharoblast gelegen ist (vgl. Taf. XVIII, Fig. 62). Das hintere Körperende ist niemals scharf zugespitzt, wie das bei den vorherrschenden Formen von *Devescovina* der Fall ist, der Achsenstab ragt in der Regel hinten heraus. Die Pellicula ist außer-

ordentlich zart, entbehrt jeglicher Skulpturen und man gewinnt den Eindruck, daß die Körpergestalt hier weniger durch die Pellicula als durch die Beschaffenheit des Plasmas selbst, das hier besonders dicht erscheint, bestimmt wird. Das Plasma führt fast stets rundliche Inhaltsgebilde von verschiedener Größe; dieselben bräunen sich tief mit Osmiumsäure und werden durch Eisen-Hämatoxylin stark gefärbt, nicht aber durch DELAFIELDS Hämatoxylin. Es scheinen mir das Einschlüsse andrer Art als bei *Oxymonas* zu sein; in der Regel lassen sich die spärlich vorkommenden *Foaina*-Exemplare unter massenhafter Ansammlung von *Devescovina* beim Durchsuchen auf den ersten Blick auf Grund ihrer Inhaltsgebilde im Plasma unterscheiden. Es sind sicher Stoffwechselprodukte, doch ist mir nicht möglich, etwas näheres darüber auszusagen. Gelegentlich treten kernartige Gebilde, die namentlich bei Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin die Kernnatur zu verraten scheinen, im Plasma von *Foaina* auf; vielleicht handelt es sich um Kerne von als Nahrung aufgenommenen kleinen Flagellaten, eine Erscheinung, die ich bei andern Formen im Termitendarm beobachtet hatte. So interessant es auch wäre, die hier angedeuteten Verhältnisse weiter zu verfolgen, so ist es mir doch nicht möglich gewesen, zu einer sicher fundierten Auffassung zu gelangen. Namentlich war es mir nicht möglich, Beziehungen zwischen dem Kern von *Foaina* und den genannten kernähnlichen Gebilden im Plasma festzustellen.

Der Kern ist ausgezeichnet durch seine Ausdehnung in der Transversalachse des Flagellats, ferner durch den Besitz eines großen, wenig färbbaren, von einer Vacuole umschlossenen, runden Binnenkörpers, inmitten des von feinkörnigem Chromatin erfüllten Kernraumes; die Chromatinkörnchen reichen bis an die Kernmembran hin, die Bildung eines transparenten Kernhofes wie bei *Devescovina* wird nicht beobachtet. Der Kern scheint mir im allgemeinen nach dem Typus von *Parajoenia* gebaut zu sein und seine Gestaltsverhältnisse dürften, wie im letztgenannten Fall, recht komplizierte sein, was sich aber hier nicht gut studieren läßt. Gelegentlich finde ich eine stark färbbare Chromatinansammlung an der äußersten Peripherie des Kernes; mitunter einen verdoppelten Binnenkörper, bevor irgendwelche andre Merkmale einer beginnenden Teilung sichtbar gewesen wären.

Sicher dürfte der Kern in irgend einer Beziehung zu dem starken, überall gleichen Querschnitt aufweisenden und hinten meist herausragenden Achsenstab stehen. Diese letztgenannte Eigenschaft des Achsenstabs erinnert an die als »Stachel« bekannte Bildung bei Tricho-

monaden; die bei Trichomonaden vielfach beschriebenen Granula an der Basis des »Stachels« habe ich hier nicht beobachtet.

Seitlich, unweit vom Kern, der vorhin genannten Einkerbung der Körperbegrenzung entsprechend liegt der kleine rundliche Blepharoblast, der aus einer Membran und einigen darin eingeschlossenen Körnchen sich aufbaut. Anscheinend im Zusammenhang mit dem Blepharoblasten entspringen nach vorn drei Geißeln. In der Nähe des Blepharoblasten, doch mit einem selbständigen Ursprung, entspringt eine große Schleppgeißel, die mit einer Schleppgeißelscheide versehen ist. Die seitliche Lage des Blepharoblasten erinnert an die gleiche Anordnung bei *Parajoenia*.

Auch in der Ausbildung des Parabasalapparats sind Anklänge an die eben genannte Gattung vorhanden. Der Apparat baut sich aus zwei ungleich großen, etwa zungenförmigen Parabasalkörpern auf, welche in der Nähe des Blepharoblasten festgeheftet zu sein scheinen und den Kern in bogenförmigem Verlauf umhüllen, so daß auf Präparaten, wo die Parabasalia mitgefärbt werden, die Kernumrisse verdeckt bleiben. Der größere untere Parabasalkörper weist nicht nur die charakteristische Krümmung, welche aus Fig. 62 ersichtlich ist, auf; sein distaler, etwas angeschwollener Teil krümmt sich zudem noch senkrecht zu der in Fig. 62 der Papierfläche entsprechenden Ebene. Die Zusammensetzung und das Färbevermögen der Parabasalkörper sind im übrigen genau die gleichen wie bei *Devescovina*, *Parajoenia* und *Stephanonympha*. Manchmal liegen die beiden Parabasalkörper der Länge nach gespalten vor, ohne daß der gesamte Apparat eine andre Konfiguration angenommen hätte. Um den Achsenstab herum, auf einer an den Parabasalkörper unmittelbar sich anschließenden Strecke, habe ich in seltenen Fällen eine dichte Ansammlung von kleinen, mit Eisen-Hämatoxylin stark färbbaren Körnchen beobachtet, was an ähnliche Befunde bei *Devescovina* erinnert.

Vom Blepharoblasten aus, der Wölbung des kleinen oberen Parabasalkörpers entsprechend, doch stets in einem deutlichen Abstand von diesem letzteren spannt sich eine derbe, gut sichtbare Membran aus; dieselbe bleibt nach unten, gegen den Achsenstab zu offen, wie ich mich namentlich bei der Forma minor überzeugt habe. Die Membran ist zu dem Suspensorialapparat des Kernes zu rechnen, wie er in besonders komplizierter Form bei *Joenia* nach Grassis Untersuchungen vorliegt.

Von der Teilung kann ich nur so viel berichten, daß sie nach dem schon mehrfach von mir geschilderten Typus verläuft. Das in Fig. 63,

Taf. XVIII, abgebildete Stadium läßt deutlich die extranucleäre Centralspindel erkennen. Das Chromatin scheint in Form von gröberen Körnern zusammengeballt zu sein und ist von der Kernmembran zurückgezogen. Die beiden Parabasalkörper sind auf die Spindelpole verteilt; der eine Parabasalkörper weist bereits eine Verdoppelung durch Längsspaltung auf. Nach dem oben mitgeteilten Befund dürfte die Spaltung der Parabasalkörper in der Regel der Teilung weit vorausgehen. Es liegt hier somit ein andrer Modus der Vermehrung von Parabasalkörpern als bei *Parajoenia* vor, welcher Gattung in der Ruhe gleichfalls zwei Parabasalia zukommen; wie bekannt, vermehren sich dieselben durch Querteilung. Über das Verhalten der Geißeln bei der Teilung kann ich nichts Sicheres berichten.

b) Forma minor.

Dieser Flagellat ist von der vorigen Form außer durch seine geringere Größe — er mißt 0,021 mm im längeren Durchmesser — auch durch gedrungenere, ovale Körpergestalt unterschieden; die seitliche Einkerbung am Vorderende ist auch hier nachweisbar. Im Bau des Kernes, Charakter des Achsenstabes, im Vorhandensein der bogenförmig gespannten Membran als Suspensorialvorrichtung des Kernes und in der Art der Begeißelung zeigt sich vollkommene Übereinstimmung mit F. major. Auch der Parabasalapparat ist nach dem gleichen Typus entwickelt, immerhin nicht vollkommen übereinstimmend. Wegen der Kleinheit der diesbezüglichen Verhältnisse und der dichten Anlagerung an den Kern ist der Parabasalapparat schwer zu studieren. Es scheint eine frühzeitige Verdoppelung des oberen Parabasale durch Längsteilung vorzukommen. Die Inhaltskörper des Plasmas verhalten sich ähnlich wie bei der größeren Form.

Die Beziehungen, welche eventuell zwischen den beiden Formen von *Foaina gracilis* obwalten, entziehen sich hier wie bei *Stephanonympha* der Beobachtung. In morphologischer Hinsicht ist die Gattung *Foaina* von Interesse, weil sie sowohl mit *Parajoenia* wie mit *Devescovina* Beziehungspunkte aufweist. Mit *Parajoenia* hat sie die Zusammensetzung des Kernes, die seitliche Lage des Blepharoblasten und den allgemeinen Grundbau des Parabasalapparates gemeinsam; auch die Ausbildung des Achsenstabes nähert sich *Parajoenia*. Mit *Devescovina* teilt hingegen die hier betrachtete Gattung den Geißelapparat, speziell was die Zahl der Geißeln anbetrifft.

Diagnose der Gattung *Foaina* Janicki: Langgestreckte oder

ovale Formen mit drei Geißeln, welche von einem seitlich asymmetrisch im Vorderkörper angebrachten Blepharoblasten entspringen; eine Schleppgeißel ist vorhanden. Parabasalapparat aus zwei den Kern umgreifenden Parabasalkörpern bestehend. Achsenstab vorhanden. Typ.-Art *F. gracilis* Janicki, im Enddarm von *Calotermes castaneus* Burm. (Honolulu).

6. Kleinere, nicht näher bestimmte Flagellaten.

Abgesehen von winzigen *Trichomastix*-artigen Flagellaten, welche gelegentlich mit Bakterien vollgepfropft auftreten, möchte ich nur mit wenig Worten zweier nicht uninteressanter Tierchen gedenken.

a. Form I.

Die eine Form ist mitunter ziemlich reich vertreten und bekundet unter den vielen Flagellaten des Termitendarmes ihre Eigenart. Es ist ein rundlicher, mit einer langen Schleppgeißel ausgestatteter Flagellat, von etwa 0,009 mm im Durchmesser, an dem ein runder chromatinreicher Kern bemerkenswert erscheint. Das außerordentlich, dichtgefügte feinkörnige Chromatin läßt an einer Stelle der äußersten Peripherie einen hellen Hof frei, in dem ein stark chromatischer runder Binnenkörper gelegen ist (Taf. XVIII, Fig. 65, 68). Der Kern ist auf der der Geißelinsertion zugewandten Seite wie abgestutzt und durch eine Zone transparenten Plasmas von einer scharf ausgeprägten fädigen Verbindung zwischen zwei als Geißelinsertion dienenden Basalkörpern getrennt. Jedes Basalkorn scheint eine Geißel zu tragen; auch die Schleppgeissel entspringt allem Anschein nach unmittelbar aus einem der zwei Basalkörner. Der Basalapparat macht den Eindruck, als ob es sich hier um eine ständige Desmose des Basalkornes bzw. eines Blepharoblasten handelte. Anscheinend gleichfalls in Verbindung mit einem Basalkorn entspringt ein zarter Achsenstab, der oftmals im Flagellatenkörper einen bogenförmigen Verlauf aufweist, über die Körperperipherie aber nicht hinausragt. Begleitet wird der Achsenstab von einem etwa bandförmigen Parabasalkörper (Fig. 65); dieser schmiegt sich dem Achsenstab so dicht an,daß in der Regel beide Organellen nicht auseinanderzuhalten sind und als ein einheiliches Gebilde erscheinen (Fig. 67). Der Parabasalkörper zeigt die gleichen Farbreaktionen, wie bei den übrigen im Termitendarm befindlichen Flagellaten; außerdem aber färbt er sich auffallenderweise mit Delafields Hämatoxylin. Nicht selten beobachtet man Kerne mit vermehrter Anzahl von Binnenkörpern (Taf. XVIII, Fig. 70). Es scheint ferner, daß diese binnenkörperartigen Gebilde den Kern verlassen und ins

Plasma gelangen (Fig. 69), wo sie sich durch tiefe Färbbarkeit auszeichnen und in der Regel gestreckte Gestalt annehmen (Fig. 66). Ich habe Gründe, dieselben nicht für Bacterien zu halten und es scheint mir bei dieser Form Abgabe des Chromatins aus Plasma in ziemlich reichem Maße vorzukommen.

b. Form II.

In zweiter Linie nenne ich sodann winzige Flagellaten von abgerundeter fast cystenartiger Gestalt, welche von mir nur sehr selten angetroffen wurden. Ihre Größe schwankt innerhalb beträchtlicher Grenzen, mitunter beträgt sie nur die Hälfte des für die vorige Form angegebenen Durchmessers. Typisch für diese Flagellaten ist eine relativ zum Körper außerordentlich lange Schleppgeißel (Taf. XVIII, Fig. 71). Sie entspringt neben einer (oder mehreren?) zarten Geißel aus einem kleinen Blepharoblasten. Dieser liegt dem einen Pol des in die Länge gestreckten spindelförmigen Kernes auf. Dem Kern angeschmiegt, auf den Blepharoblasten zustrebend, findet sich ein deutlicher gestreckt-blattförmiger Parabasalkörper. Das Plasma ist gleichmäßig körnig. Einen Achsenstab habe ich nicht beobachtet, doch möchte ich, da mir nur wenige von diesen Flagellaten zu Gesicht gekommen sind, das Vorhandensein eines solchen nicht ausschließen. Die Fig. 72 u. 73, Taf. XVIII, illustrieren den Verlauf der Kernteilung: man bemerkt die extranucleäre Centralspindel, den geteilten Parabasalkörper usw. Wäre nicht die Schleppgeißel vorhanden, so würden die Teilungszustände an Cysten von *Lophomonas* etwa erinnern. Auf Einzelheiten kann ich bei diesen winzigen Gebilden nicht eingehen.

Ich enthalte mich vorderhand der Entscheidung über die systematische Stellung dieser Formen und belege sie zunächst noch mit keinem Namen. Nur das eine möchte ich betonen, daß die genannten zwei Flagellaten meiner Ansicht nach in keiner Weise in den Entwicklungscyclus irgendeiner früher behandelten Flagellatenform hineingehören.

II. Flagellaten aus Calotermes (Cryptotermes) grassii (Iquique).

1. Calonympha grassii A. Foà.

Dieser von Frl. Dr. Anna Foà provisorisch beschriebene Flagellat gehört mit zum Schönsten und wohl auch zum Kompliziertesten, was die Natur in der Gruppe der Protozoen an Formen hervorgebracht hatte, und immer wieder wird das Auge des Beobachters angezogen, die Strukturen, die hier in einer einzigen, wenn auch vielkernigen Zelle stecken, zu enträtseln; freilich ist der Erfolg kein restloser.

In der Regel findet sich dieser große Flagellat in beträchtlicher Anzahl, mit *Devescovina* vermengt, im Enddarm der chilenischen Termiten; immerhin kommen Fälle vor, wo *Calonympha* auffallend spärlich gegenüber der reich vertretenen letztgenannten Gattung auftritt, eine Erscheinung, deren Grund ich kaum anzugeben wüßte.

Die Gestalt des Körpers tritt uns in wechselnder Form entgegen, doch wiegt bei weitem birnförmige Gestalt des Parasiten vor (Taf. XVI, Fig. 36, 37); manchmal ist das Tier annähernd oval, stets aber läßt sich der flagellentragende Pol als der spitzere gegenüber dem andern stumpferen unterscheiden. In vielen Fällen wird die Körpergestalt rundlich, nämlich wenn die Kerne sich zur Teilung anschicken, was wohl mit deren andersartiger Verteilung in der Zelle zusammenhängt; doch soll das nicht als feste Regel gelten und überhaupt ist der Körper, wie gesagt, weitgehender Gestaltsänderung fähig.

Die Größe im längeren Durchmesser beträgt maximal 0,069 mm (nach A. Foà allerdings bis 0,090 mm, was ich nicht beobachtet habe). Stets finden sich auch Abstufungen zu bedeutend kleineren Formen, die etwa nur die Hälfte des eben genannten Durchmessers aufweisen und auch durch eine kleinere Zahl von Kernen ausgezeichnet erscheinen.

Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Tierchen lebend zu beobachten. Nach A. Foà bewegen sich dieselben relativ rasch, wobei das zugespitzte, mit Geißeln versehene Körperende sich als das Vorderende zu erkennen gibt. (»Esaminati a fresco, in cloruro di sodio, se il materiale è stato convenientemente diluito, — si vedono attraversare piuttosto rapidamente il campo del microscopio, e così si determina che l'estremità anteriore è costitutita dal polo più acuto, il quale è rivestito da molti flagelli« 31, S. 543). An dem von Flagellen freien Körperteil heften sich oftmals nach A. Foà in großer Anzahl fadenförmige Microorganismen an; Andeutungen davon finden sich auch an den mir vorliegenden gefärbten Präparaten vor.

Die Körperpellicula ist recht dünn, verleiht aber dem Flagellat stets eine bestimmte Gestalt. Strukturen an der Pellicula, etwa denen von *Stephanonympha* vergleichbar, habe ich nicht wahrgenommen.

Bezüglich der Beschaffenheit des Plasmas sind zwei ungleich große Regionen zu unterscheiden. Am vorderen, meist zugespitzten, die Kerne sowie Geißeln führenden Pol ist das Plasma durchaus homogen, hell, anscheinend flüssig; es führt hier niemals fremde Bestandteile. Der übrige, überwiegende, die Hauptmasse des Tieres ausmachende Körperteil besteht aus grobkörnigem, bald mehr, bald weniger vacuolisiertem Plasma und beherbergt in großer Anzahl Bacterien, namentlich aber

Holzfragmente von allerlei Größe; in den in Kanadabalsam eingeschlossenen Präparaten fällt das Holz durch starke Lichtbrechung auf. Gelegentlich habe ich an der Grenze der beiden erwähnten Körperregionen dicht unterhalb der Kerne, eine stattliche, im ganzen etwa ovale Ansammlung dichten, mit Eisen-Hämatoxylin stärker färbbaren Plasmas, in welchem anscheinend Bacterien überwogen, beobachtet; die Ausdehnung dieser Ansammlung kann im einzelnen wechseln. Ich glaube sicher, daß hier nicht etwa eine bloße Kondensation des dichteren Plasmas als Ausdruck einer Schrumpfungserscheinung unter dem Einfluß von Reagentien vorliege. Vielmehr werde ich lebhaft erinnert an ein analoges Gebilde bei *Joenia annectens*, das früher von Grassi als »zona chromidiale« in Anspruch genommen worden war, nach neueren Untersuchungen Grassis aber ein aus dichtem Plasma bestehendes, gewissermaßen phagocytäres Organell ist, wo Bacterien angesammelt werden. In diesem wie in jenem Fall ist die nähere Bedeutung dieser Plasmadifferenzierung unbekannt, immerhin scheint eine Art Speicherungsorganell vorzuliegen; ich wiederhole, daß bei *Calonympha* das fragliche Gebilde nicht konstant auftritt, was im Gegenteil für *Joenia* charakteristisch ist.

Die Kerne sind am vorderen Körperpol, unterhalb des eigentlichen Scheitels, in konzentrischen Kränzen in der Nähe der Körperoberfläche angeordnet. Ihre Anzahl wechselt und damit auch die Zahl der kranzförmigen Etagen. Bilden die Kerne einen einzigen Kranz, was für kleine Formen von *Calonympha* zutrifft, so sieht man ihrer etwa 12; sehr verbreitet sind Formen mit 2—3 Kernkränzen und alsdann beträgt die Zahl der Kerne über 50. Gelegentlich, namentlich bei Exemplaren mit zwei Kränzen von Kernen, kann man die konzentrische, etagenmäßige Anordnung der Kerne mit außerordentlicher Regelmäßigkeit ausgedrückt beobachten. A. Foà vergleicht die regelmäßig in Reihen angeordneten Kerne mit einer Perlenschnur. In den meisten Fällen aber wird der konzentrische Aufbau, der ohne Zweifel die Grundlage für die Verteilung der Kerne abgibt, mehr oder weniger verwischt. Niemals sind freilich die Kerne, abgesehen von Teilungsstadien, ganz regellos im Plasma zerstreut. Der Abstand zwischen je zwei Kernen bewahrt immer einen konstanten Charakter, und sind die Kerne nicht in konzentrischen Reihen, so weisen sie eine ziemlich regelmäßige Alternanz auf. Nicht selten läßt sich beobachten, daß die Kerne nicht gleichmäßig in der ganzen Circumferenz verteilt sind, sondern daß sie auf der einen Seite des Flagellats in großer Anzahl, etwa 4, 5 oder 6 Etagen entsprechend angebracht erscheinen, während sie auf der gegen-

überliegenden Seite ganz außerordentlich spärlich auftreten. Mit welchen Zuständen des Tieres diese Verteilungsart der Kerne zusammenhängt, kann ich nicht angeben; mit Vorbereitung zur Teilung, wovon später die Rede sein wird, scheint sie mir nicht in Beziehung zu stehen.

Die großen Kerne haben durchweg runde oder ovale Gestalt; eine starke Streckung des Kernes in der Richtung des einen Durchmessers, wie bei *Stephanonympha*, kommt hier nicht vor. Die Kerngröße unterliegt keinen nennenswerten Schwankungen in den verschiedenen Etagen. Die Kerne sind chromatinreich und stark färbbar. In der Teilungsruhe findet sich das Chromatin in Körnchenform, nicht allzufein verteilt, und zwar vorwiegend an der Peripherie der Kerne, so daß ein hellerer Binnenraum zum Vorschein kommt. In vielen Fällen hebt sich ein Binnenkorn, fast stets von einer Vacuole umgeben, deutlich ab; dasselbe dürfte immer vorhanden sein, aber nur bei bestimmter Verteilung des Chromatins im Kern deutlicher zum Ausdruck gelangen. Ob hier von einem echten Caryosom die Rede sein kann, bezweifle ich. Bemerkenswert ist, daß das Binnenkorn mit Vorliebe periphere Lage im Kern einnimmt, in vielen Fällen liegt es direkt der Kernmembran an, ja es macht mitunter den Eindruck eines extranucleären Gebildes (Taf. XV, Fig. 30—33). In bezug auf die Deutlichkeit bzw. Lage des Binnenkorns verhalten sich in der Regel alle Kerne eines Tieres gleich. Ein verdoppeltes Binnenkorn wird gelegentlich beobachtet. In einzelnen Fällen läßt sich zudem eine gewisse Regelmäßigkeit in der Lage des Binnenkorns in den einzelnen Kernen in Rücksicht auf die Körperbegrenzung bzw. die dicht unter der Körperoberfläche gelegenen Blepharoblasten wahrnehmen: bald liegen die Binnenkörner alle so, daß sie in bezug auf die Körperbegrenzung den größtmöglichen Abstand bewahren (Fig. 30), bald umgekehrt, der Oberfläche möglichst genähert, in welch letzterem Fall sie in die direkte Nachbarschaft der Blepharoblasten gelangen. Die Kernmembran ist immer deutlich sichtbar.

Einem jeden Kern entspricht einer von den eben genannten Blepharoblasten. Dieselben liegen, wie gesagt, dicht unter der Pellicula und fallen dank ihrer stattlichen Größe sowie ihrer außerordentlich starken Färbbarkeit mit Eisen-Hämatoyxlin nach Sublimatkonservierung, sofort in die Augen (Taf. XV, Fig. 30, 34; Taf. XVI, Fig. 36, 37; Taf. XVII, Fig. 42); bei Behandlung mit Hämalaun bleiben sie hingegen gänzlich ungefärbt und unsichtbar, und das gleiche gilt für Eisen-Hämatoxylin nach Fixierung in FLEMMINGscher Lösung (Taf. XV, Fig. 31, 32). Die Gestalt der Blepharoblasten erscheint zumeist nicht regelmäßig rund; es macht fast den Eindruck, als ob die Blepharoblaste aus einigen mitein-

ander »verbackenen« Körnern beständen, doch ist ein weiteres Eindringen in die Struktur dieser Gebilde nicht möglich. Im übrigen zeigen die Blepharoblaste in ihrer Größe, Lage und Ausbildung große Uniformität, so daß ich nichts besonders Bemerkenswertes über dieselben mitzuteilen habe.

Aus einem jeden Blepharoblasten entspringt nach Innen ein feiner, mit Eisen-Hämatoxylin gut darstellbarer Achsenfaden (Taf. XVI, Fig. 36); in einem Bogen begibt er sich gegen die Körpermitte, wo die Gesamtheit der Fäden — auch der später zu besprechenden, vom äußersten Scheitel herkommenden — zu einem mächtigen, lockeren, geradlinig verlaufenden und über die hintere Körperbegrenzung nicht hinausragenden Achsenfadenbündel zusammentritt.

Nach außen nehmen aus einem jeden Blepharoblasten die überaus langen feinen Geißeln ihren Ursprung. Auf den ersten Blick hat es den Anschein, als wenn einem jeden Blepharoblasten eine einzige Geißel entspräche, und die genauere Feststellung des wirklichen Sachverhaltes ist nicht leicht, namentlich wo mir kein frisches Material zur Vornahme besonderer Färbungen zur Verfügung gestanden hatte. Nach einer sorgfältigen Prüfung bin ich zu der Überzeugung gekommen, daß mit einem Blepharoblasten vier Geißeln in Verbindung stehen: eine davon ist dicker, fast bändchenartig, die drei übrigen sind außerordentlich fein.

Die Kerne liegen nicht einfach frei im Plasma, sondern sind von Membranen kelchartig umgeben; doch sind diese Verhältnisse auf den mir vorliegenden Präparaten sehr schwer zu studieren. Ähnliche Strukturen scheint A. Foà beobachtet zu haben: »Sembra a volte di distinguere anche attorno a qualche nucleo una sorta di calice di protoplasma ispessito, simile a quello che contiene i granuli, ma è molto difficile il determinare la cosa con precisione . . .« (31, S. 545). Daß die Kerne von einem besonderen Plasma umgeben gewesen wären, habe ich freilich nicht gesehen.

Zu einem jeden Blepharoblasten gehört ein sehr einfach gebauter und schwach entwickelter Parabasalapparat. Dieses Organell ist von A. Foà übersehen worden (s. auch w. u.), und ich hebe gern hervor, daß die Auffindung dieses höchst unscheinbaren Gebildes mir durch die Kenntnis der entsprechenden Teile bei *Stephanonympha* wesentlich erleichtert worden ist. Es handelt sich um rundliche oder ovale, seltener in die Länge gestreckte Körperchen, welche aus dichterem, durchaus homogenen Plasma bestehen und jeweilen in der Nähe des Blepharoblasten und infolgedessen auch des Kernes in einer aus Fig. 30, 34, 36, 37 und 42 ersichtlichen Art und Weise angebracht sind. Ein

sicheres Mittel zu deren Darstellung ist die Nachfärbung von stark differenzierten Eisen-Hämatoxylin-Präparaten mit Eosin: die Parabasalkörper leuchten schwach rosa und sind unverkennbar. Ferner treten sie deutlich mit Osmiumsäure geschwärzt nach Behandlung mit FLEMMINGscher Lösung (eine Stunde) und Färbung mit Eisen-Hämatoxylin hervor; Fig. 32, Taf. XV, vergegenwärtigt die diesbezüglichen Bilder; an dem gegen den Kern zugekehrten Rand des Parabasalkörpers tritt scharf eine geschwärzte Linie auf, die möglicherweise als Parabasalfaden zu deuten ist, die Blepharoblaste bleiben bei dieser Behandlungsart unsichtbar. Eigenartig verhalten sich die Parabasalkörper nach Färbung mit Hämalaun (Taf. XV, Fig. 31): sie erscheinen in diesem Fall nicht homogen, sondern von körniger Zusammensetzung, färben sich stark und nehmen entschieden kernähnliches Aussehen an. Bei Anwendung von Hämalaun und Eosin (auf Schnitten) ist die Affinität der Parabasalia zum Hämalaun viel stärker als zu Eosin. Einzelheiten, so namentlich die Frage, ob die Parabasalkörper mit den zugehörigen Blepharoblasten in fadenförmiger Verbindung stehen, sind sehr schwer zu studieren und müssen übergangen werden.

Daß zwischen Achsialstrukturen, Kern, Blepharoblast, Parabasalapparat und Geißeln eine feste Beziehung besteht, derart, daß die genannten Organellen eine Einheit bilden, ist ja von Formen, welche mit einem einzigen Kern ausgestattet sind, wie *Lophomonas* oder *Joenia* zur Genüge bekannt. Auch für *Calonympha* gilt das gleiche in bezug auf den jeweiligen Komplex der genannten Organellen; derartige Organellenkomplexe wiederholen sich bei *Calonympha* vielmals, was übrigens für *Stephanonympha*, wie oben dargestellt, gleichfalls zutrifft. An und für sich wäre es vielleicht überflüssig, eine einheitliche, sich wiederholende Gruppe von Organellen mit einem besonderen Namen zu belegen. Da aber die Komplikation im Bau von *Calonympha* durch diese Zellenbestandteile noch nicht erschöpft ist und wir hier zweierlei differente Gruppen von Organellen unterscheiden werden, so habe ich vor zwei Jahren für einen Komplex, bestehend aus: Kern, eventuell mit der ihm zugehörigen Plasmapartie und mit Membranen + Blepharoblast + Parabasalapparat + Achsenfaden + vier aus dem Blepharoblasten entspringenden Geißeln die Bezeichnung Karyomastigont vorgeschlagen.

An die etagenmäßig um den Scheitel herum angebrachten Karyomastigonten schließen sich oben, den Scheitel vollkommen bedeckend, weitere und verwandte Zelldifferenzierungen an, deren Zusammensetzung durch den Gebrauch des Namens Akaryomastigonten ohne weiteres

verraten wird: es sind Blepharoblaste, jeweilen mit einem Parabasale, Achsenfaden, Flagellen sowie mit deutlichem besonderen Plasma in Spindelform, jedoch ohne die Gegenwart eines Kernes, wie das schon A. Foà — abgesehen vom Parabasalapparat — richtig erkannt hatte. Alle diese Differenzierungen reihen sich unmittelbar an diejenigen der Karyomastigonten an, doch fehlt hier stets die konzentrische Anordnung in Kränzen; die Blepharoblaste usw. sind vielmehr alternierend, etwa wie die Schuppen an einem Tannenzapfen verteilt.

Die Blepharoblaste sind in Größe und färberischem Verhalten von denjenigen der Karyomastigonten nicht unterschieden, sie liegen nur dichter als im letztgenannten Fall. Die Zahl der Akaryomastigonten ist viel größer als diejenige der Kerne. Auch die Achsenfäden zeigen nichts Besonderes, sie münden in das gemeinsame Achsenfadenbündel ein, dessen centralen Teil sie wohl bilden. Doch ist zu bemerken, daß die Achsenfäden nicht einfach radial der Medianlinie zustreben, sondern gleichsinnige Kurven beschreiben, was zur Folge hat, daß der obere Teil des Achsenfadenbündels deutlich tordiert erscheint, wovon man sich bei der Aufsicht vom Scheitelpol aus überzeugen kann. Übrigens dürften auch die Achsenfäden der Karyomastigonten sich an dieser Torsion beteiligen. Vom Blepharoblasten jeweilen beginnend, in unmittelbarem Anschluß an den peripheren Teil des Achsenfadens, läßt sich eine Partie anscheinend dichteren, aber durchaus homogenen Plasmas in Spindelform wahrnehmen; diese spindelförmigen Plasmapartien, welche den Achsenfaden einseitig in der aus Fig. 36, Taf. XVI, ersichtlichen Art und Weise anliegen, nehmen gegen den Scheitel von *Calonympha* an Größe allmählich ab. In der Mitte einer jeden derartigen Plasmadifferenzierung liegt ein winziger, aber unverkennbarer Parabasalkörper, der sich färberisch genau so verhält, wie die entsprechenden Gebilde der Karyomastigonten. Ich muß hervorheben, daß bei der Färbung mit Hämalaun die Blepharoblaste unsichtbar bleiben, die Parabasalkörper in ihrer spindelförmigen Plasmamasse durchaus den Eindruck eines kleinen Kernes in der Zelle hervorrufen. Und doch sind es sicher keine echten Kerne. Die Deutung dieser centralen Gebilde als Parabasalkörper wird u. a. auch dadurch gestützt, daß sie sich genau so färben, wie der charakteristische Parabasalapparat von *Devescovina*, zu welchem Vergleich in einem jeden Präparat die Gelegenheit ohne weiteres gegeben ist. Für Leser, welche etwa meine vorliegende Beschreibung von *Calonympha* mit der vorläufigen Mitteilung von A. Foà genau vergleichen werden, muß ich hervorheben, daß A. Foà die Parabasalkörper der Akaryomastigonten gesehen hatte, und zwar bei der Färbung mit Hämalaun,

in diesem Fall aber dieselben irrtümlich für Blepharoblaste erklärt hatte (d. h. »Granuli« in der damaligen Terminologie), was ja naheliegend war, weil die Blepharoblaste mit der genannten Methode nicht sichtbar gemacht werden.

Durch die eigenartige Ausbildung der Karyo- und Akaryomastigonten wird ein hoher Grad von Komplikation im Bau von *Calonympha* erreicht, und es ist zur Zeit nicht möglich, die Bestimmung der einzelnen Teile mit einem genügenden Grad von Wahrscheinlichkeit zu präzisieren. Eines dürfte aber aus dem Vergleich der zweierlei Zelldifferenzierungen wohl behauptet werden, und zwar, daß für die selbständige Bewegung einer im Blepharoblasten verankerten Flagellengruppe die unmittelbar benachbarte Gegenwart eines Kernes nicht notwendig ist. Im Blepharoblasten, dem Parabasalapparat bzw. den zugehörigen Plasmapartien sind sehr wahrscheinlich alle Bedingungen für autonome Arbeit der Geißeln gegeben; den Achsenfäden kommt wohl eher die Bedeutung zu, das ganze Tier durch ein centrales Stützgebilde zu verfestigen bzw. auch die zahlreichen peripherisch zerstreuten Organellen zu einer Einheit zusammenzuhalten. Daß eine derartige Unabhängigkeit der Flagellenarbeit vom Kern tatsächlich besteht, läßt sich sonst unter Flagellaten namentlich deutlich bei *Lophomonas blattarum* feststellen, wo nach meinen Untersuchungen bei der Teilung der in einer doppelten Basalkörperchenreihe wurzelnde Wimperschopf lange Zeit zu schlagen fortfährt, während der Kern seine normale Lage verläßt und nach dem entgegengesetzten Körperende zum Vollzug der Kernteilung hinwandert. Im übrigen hatte früher schon, wie bekannt, PETER experimentell an Flimmerzellen den hohen Grad der Autonomie der Wimperorgane nachgewiesen.

Daß die Differenzierung in Karyo- und Akaryomastigonten ihren Sinn erst bei etwaiger Auflösung von *Calonympha* in einkernige Formen dokumentieren sollte, läßt sich durch Beobachtung in keiner Weise stützen; ein derartiger Zerfall ist mir niemals zu Gesicht gekommen. Vollkommen ausschließen kann ich die Annahme, es läge hier eine Differenzierung von sexuellem Charakter vor.

Als Nahrung dient dem Parasiten anscheinend in erster Linie das im Termitendarm enthaltene Holz; Holzfragmente werden in der Tat im Plasma der Parasiten gefunden. Durch den Umstand, daß der Scheitel und dessen Umkreis von Flagellen und den diesen zugehörigen übrigen Organellen besetzt ist, dürfte der Weg, den die Nahrung zu nehmen hat, vorgezeichnet sein: die Holzpartikelchen können auf der ganzen Peripherie des Körpers, mit Ausnahme der eben genannten

Partien aufgenommen werden. Irgendwelche besonders prädisponierte Stelle für die Nahrungsaufnahme ist nicht nachzuweisen.

Die einzige beobachtete Art der Vermehrung bei *Calonympha* ist diejenige durch Zweiteilung und dieser Vorgang wird durch Teilung der Karyo- und Akaryomastigonten eingeleitet. In beiden Zelldifferenzierungen von *Calonympha*, den kernhaltigen sowohl wie den kernfreien, verläuft die Teilung gleichzeitig. Die birnförmige Gestalt des Flagellats wird früher oder später aufgegeben. Die Prophasen der Kerne werden manchmal beobachtet zu einer Zeit wo die Kerne ihre mehr oder weniger regelmäßige Anordnung noch bewahren; früher oder später erscheinen aber die Kerne, namentlich einseitig, über ein größeres Areal der Körperoberfläche zerstreut, während die Akaryomastigonten längere Zeit hindurch ihre ursprüngliche Lage beibehalten (Taf. XVI, Fig. 38). Das Achsenfadenbündel ist recht oft, wie übrigens auch sonst gelegentlich, auf sich selbst in verschiedener Art und Weise zurückgekrümmt. Es gilt als allgemeine Regel, daß sämtliche Phasen der Kernteilung in allen Kernen von *Calonympha* synchron verlaufen, und das gleiche scheint auch für die Akaryomastigonten zu stimmen.

Der Beginn der Prophasen wird durch Konsolidierung des sonst körnchenförmig verteilten Chromatins zu einem mehrfach verschlungenen, peripherisch an der Kernmembran angeordneten Faden angedeutet (Taf. XV, Fig. 34); mit absoluter Sicherheit kann ich freilich die Kontinuität dieses Fadens nicht verbürgen. Der Aufbau des Chromatinfadens aus perlschnurartig aneinandergereihten großen Körnern ist zunächst außerordentlich deutlich zu sehen. Die Rolle des Binnenkornes während der Teilung läßt sich nicht verfolgen. Jedem Kern liegt nach wie vor der zugehörige Blepharoblast mit den übrigen Organellen an.

Nun zerfällt der Chromatinfaden in eine geringe Anzahl von stattlichen, bandförmigen Chromosomen (Taf. XVI, Fig. 38). Es werden deren vier, manchmal anscheinend fünf gezählt; dieselben sind nicht alle von gleicher Länge und erscheinen oft mannigfach verkrümmt. Immerhin wird nicht selten beobachtet, daß die Chromosomen ungefähr parallel zueinander in einem Kern angeordnet sind, was infolge ihrer Bänderform den Kernen ein eigentümlich gestreiftes Aussehen verleiht. Die Zusammensetzung der Chromosomen aus einzelnen Körnern tritt bald mehr, bald weniger deutlich zutage; gelegentlich ist die Längsspaltung an den Enden der Bänder angedeutet.

Jetzt tritt eine außerordentlich deutliche stabförmige, extranucleäre Spindel auf (Taf. XV, Fig. 35); sie scheint nicht anders als durch Teilung des Blepharoplasten ihren Ursprung zu nehmen, man beobachtet wenig-

stens an ihren Polen die kleinen Tochterblepharoblaste angebracht. Indessen muß ich die Schwierigkeit im Studium diesbezüglicher Einzelheiten betonen, und ich verweise auf eine spätere Diskussion dieser Frage. Die Kerne werden oblong bis spindelförmig, und indem die Spindel der Kernmembran sich dicht anschmiegt und die Kerngestalt offenbar beeinflußt, resultieren Kernformen, wie sie aus Fig. 35 ersichtlich sind. Es mag auf die Ähnlichkeit dieser Stadien mit denjenigen von *Stephanonympha* hingewiesen werden.

Die Chromosomen erleiden in der Folge eine Verkürzung, offenbar durch eine Art Verdichtung und sammeln sich in der Mitte des Kernraumes an; dieses Stadium darf als Metaphase aufgefaßt werden (Taf. XVI, Fig. 40). Die Verdichtung der Chromosomen ist namentlich deutlich in Fig. 39; diese Figur macht auch anschaulich, wie die sich teilenden Kerne im Plasma zerstreut liegen. Die Anaphasen entziehen sich leider der Beobachtung und ich kann nicht berichten, wie die Teilung der Chromosomen zustande kommt.

Während der Telophasen hat die stabförmige Spindel an Länge zugenommen, die relativ kleinen Tochterkerne liegen in der Nähe der Blepharoblasten (Taf. XVII, Fig. 43). Interessant ist jetzt die spezielle Anordnung der Chromosomen im Kern. Dieselben konvergieren deutlich gegen die außerhalb der Kernmembran gelegenen Blepharoblaste, ein Verhalten, das an analoge Vorgänge bei der Kernteilung von *Lophomonas blattarum* erinnert. Es hat auf den ersten Blick den Anschein, daß die Blepharoblaste als Centriolen der Spindel funktionieren; doch dürfte der wirkliche Sachverhalt, wie schon gesagt, ein komplizierterer sein, worüber Näheres im Allgemeinen Teil. Die Chromosomen zeigen jetzt im übrigen viel deutlicher als früher ihre Zusammensetzung aus einzelnen Körnern, in die sie sich sodann ohne Zweifel aufzulösen haben.

Das Verhalten des Parabasalapparats während der Teilung ist außerordentlich schwer zu studieren. Doch läßt sich unter Anwendung von Osmiumsäuregemischen (Flemmingsche Lösung) feststellen, daß Übereinstimmung mit dem entsprechenden Prozeß bei *Stephanonympha* vorliegt, was die Fig. 40, Taf. XVI, bekräftigt: an dem einen Pol der Spindel liegt der unveränderte Parabasalkörper, an dem andern Pol ist derselbe winzig klein, offenbar durch Neubildung entstanden (die Blepharoblaste treten bei der angewandten Methode nicht zutage).

Nicht dankbarer zu verfolgen ist die Frage, wie die Geißeln den Teilungsprozeß durchmachen. Tatsache ist, daß in Verbindung mit den Tochterblepharoblasten auf dem Stadium etwa der Metaphase stets Geißeln beobachtet werden, und zwar anscheinend je zwei Geißeln mit

einem Blepharoblasten; die Geißeln sind länger als das in Fig. 35, Taf. XV und Fig. 39, Taf. XVI, angedeutet ist, doch kann ich nicht behaupten, ob sie normale Länge haben; Dickenunterschiede sind nicht wahrnehmbar. Wahrscheinlich werden von den vier normal an einem Blepharoblasten vorhandenen Geißeln je zwei auf die Tochterblepharoblaste verteilt, die fehlenden hingegen neu gebildet. Beim Studium gerade dieser Verhältnisse überzeugt man sich, daß die sich teilenden Kerne und speziell Blepharoblaste eine oberflächliche Lage dicht unter der Pellicula einnehmen (Taf. XV, Fig. 35).

Gleichzeitig mit den Kernen teilen sich, wie schon gesagt, die Akaryomastigonten, wenn auch die Vorbereitungen zur Teilung an diesen letzteren später wahrgenommen werden als an den ersteren. Infolge der Abwesenheit eines Kernes bezieht sich die Teilung hier nur auf die Elemente, welche sonst extranucleäre Lage aufweisen. Es handelt sich um eine stabförmige Spindel, an deren Polen Tochterblepharoblaste wahrzunehmen sind. Es gilt hier für die Akaryomastigonten das schon früher für die Kerne Gesagte: dem Anschein nach könnte die gesamte Teilungsfigur auf eine bloße Blepharoblastdesmose zurückführbar sein, sehr wahrscheinlich aber ist der Sachverhalt ein andrer. Die Teilung des zu den Akaryomastigonten zugehörigen Plasmas sowie die Verdoppelung des Parabasalapparats sind Vorgänge so minutiöser Natur, daß sie auf den mir vorliegenden Präparaten nicht verfolgt werden konnten. Die sich teilenden Akaryomastigonten werden anscheinend ganz regellos im Plasma zwischen den Kernen zerstreut; wie diese liegen sie stets in der oberflächlichen Plasmaschicht. Die Fig. 39, Taf. XVI und Fig. 43, Taf. XVII, vergegenwärtigen deutlich diese Verhältnisse; die Teilung scheint überall in einem Individuum synchron zu verlaufen, auch in diesem Verhalten liegt somit eine Parallele zur Kernteilung vor; ohne Zweifel dürften aus den Tochterblepharoblasten Geißeln entspringen.

Es fehlen mir Zwischenstadien, welche Schritt für Schritt beweisen würden, daß die durch die Desmose der Blepharoblaste entstandenen Spindeln sowohl bei den Karyo- wie bei den Akaryomastigonten persistieren, enorm in die Länge wachsen und so die Bestandteile für die Achsenfäden der beiden Tochtertiere von *Calonympha* abgeben. Ich muß unmittelbar an das in Fig. 44, Taf. XVII, abgebildete, weit vorgeschrittene Stadium anknüpfen, wo die beiden Tochtergruppen von Karyo- und Akaryomastigonten bereits eine bestimmte, die spätere Ausgestaltung vorbereitende Anordnung angenommen haben, die zu den beiden Gruppen gehörenden Achsenfäden aber noch ein Kontinuum bilden, nämlich

in V-Form durch das ganze Plasma des Muttertieres hinziehen. Es erinnert dieses Stadium durchaus an das bekannte Schicksal der extranucleären Spindel bei *Joenia*, *Trichomonas*, *Lophomonas*, und auch bei *Devescovina* nach Untersuchungen, die in dieser Arbeit niedergelegt sind. Wenn mir, wie gesagt, beweisende Zwischenstadien fehlen, so ist die Übereinstimmung mit den genannten gut studierten Formen so groß, daß ich ohne Bedenken die Entstehung des Achsenfadenbündels von *Calonympha* gleichfalls auf die, einem extremen Wachstum unterliegenden, persistierenden Centralspindeln zurückführe.

Daß eine einfache Durchschnürung im Plasma eines soweit wie in Fig. 44 im Teilungsprozeß gediehenen Tieres zwei Tochtertiere zustande kommen läßt, ist ohne weiteres anzunehmen. Anderseits ist es klar, daß bei *Calonympha* zwei Arten von Teilungen der Karyo- und Akaryomastigonten vorkommen müssen: solche, welche zur Entstehung zweier Tochtertiere führen, und solche, welche lediglich zur Vermehrung der betreffenden Organellen in einem Tier beitragen. Ob beide Teilungsarten etwa in ihrem Verlauf sich voneinander unterscheiden lassen, ist mir nicht möglich zu sagen; die von mir beobachteten und abgebildeten Stadien rechne ich sämtlich zum erstgenannten Teilungstypus, und das auf Grund der Zahl der in die Teilung eintretenden Kerne und Akaryomastigonten, sowie auf Grund der Anordnung der Tochtergruppen (Taf. XVII, Fig. 44).

Während des Teilungsprozesses lassen sich im Plasma des Flagellats keine von den gewöhnlichen abweichenden Zustände beobachten; die Tiere lassen wie sonst Holzpartikelchen in ihrem Innern erkennen.

Etwaiger Zerfall von *Calonympha* in einkernige Elemente ist von mir trotz der auf diesen Punkt gerichteten Aufmerksamkeit niemals angetroffen worden; auch zeigt keine der kleineren, neben *Devescovina* im gleichen Darm vorkommenden einkernigen Formen Charaktere, welche in diesen Flagellaten derartige Zerfallsprodukte von *Calonympha* vermuten ließen.

Der bei *Stephanonympha* beobachtete Dimorphismus findet kein Gegenstück bei *Calonympha*. Die wenig- bzw. vielkernigen Formen von *Calonympha* sind enschieden als Entwicklungsstadien eines und desselben Typus aufzufassen. Es wäre wohl gewagt und zurzeit kaum irgendwie begründet, den Dimorphismus der Individuen von *Stephanonympha* im Dimorphismus der Organellen von *Calonympha* (Karyo- und Akaryomastigonten) wiederfinden zu wollen.

Cystenbildung ist nicht beobachtet worden.

Diagnose der Gattung *Calonympha* A. Foà emend. Janicki:

Große Flagellaten, deren vordere Partie dicht mit körperlangen Geißeln bedeckt ist. Mehrere bis viele Kerne mehr oder weniger kranzartig angeordnet unterhalb des Scheitels; jedem Kern entspricht ein Blepharoblast mit einer Geißelgruppe, ein Achsenfaden und Parabasalapparat. Der Scheitel ist eingenommen von denselben Oiganellen in großer Anzahl, doch ohne Kerne (Akaryomastigonten). Sämtliche Achsenfäden treten zu einem centralen Achsenfadenbündel zusammen.

Typ.-Art: *C. grassii* A. Foà, im Enddarm von *Calotermes* (*Cryptotermes*) *Grassii*, Chile.

2. Devescovina striata A. Foà.

Ich verweise auf die kurze Beschreibung von A. Foà (30) und auf die diesbezügliche Originalabbildung (s. Textfig. 11). Die Differentialcharaktere gegenüber der Varietät *hawaiensis* sind folgende. Varietät



Textfig. 11.
Devescovina striata A. Foà. Nach A. Foà.

hawaiensis ist im allgemeinen etwas größer, indem hier im Durchschnitt die längere Achse 0,046 mm, bei *striata* hingegen 0,040 mm beträgt. Ferner habe ich bei den chilenischen Formen niemals die sogenannten »breiteren« Exemplare angetroffen. Damit steht in Zusammenhang die unterschiedliche Entwicklung des Parabasalapparats. Bei *D. striata* wird fast ausnahmslos eine doppelte Spirale des Parabasalschlauches beobachtet; die vielen Windungen, welche die »breiteren« Formen der

Varietät *hawaiensis* auszeichnen, habe ich hier niemals vorgefunden. Offenbar also kommt der Ausbildung des Parabasalapparats — obschon innerhalb des Formenkreises von Varietät *hawaiensis* mannigfache Übergangsformen vorkommen — ein gewisser systematischer Wert zu. Der Unterschiede ließen sich wohl noch mehr finden, wenn ich beide Formen unter gleichen Bedingungen zu beobachten Gelegenheit gehabt hätte; doch stand mir von der in Rede stehenden Form kein lebendes Material zur Verfügung.

Diagnose der Gattung *Devescovina* A. Foà:

Körper von gestreckter, hinten meist zugespitzter Gestalt; drei nach vorn gerichtete, von einem Blepharoblasten entspringende Geißeln, sowie eine Schleppgeißel mit Schleppgeißelscheide vorhanden; Parabasalapparat in Form einer Spirale den vordersten Teil des Achsenstabes umgreifend und dem Blepharoblasten zustrebend. Typ. Art: *D. striata* A. Foà. Im Enddarm von *Calotermes* (*Cryptotermes*) *grassii*, Iquique (Chile).

3. Nicht näher bestimmte Flagellaten.

Auf Schnitten durch den Enddarm chilenischer Termiten läßt sich eine große Anzahl kleinerer einkerniger Flagellaten beobachten, welche allem Anschein nach an der Darmwand befestigt sind bzw. die Darmwand anbohren. Es sind Flagellaten von länglich-ovaler Gestalt, mit 0,013 mm zählendem längeren Durchmesser, mit einem vorn angebrachten großen rundlichen Kern, mit einem feinen Achsenstab und ohne erkennbaren Parabasalapparat. Das Vorderende erscheint spitz rüsselartig ausgezogen und vermittelt die Verbindung mit der Darmwand. Über die Flagellen ist es nicht möglich, Rechenschaft zu geben; vielleicht sind dieselben bei der festsitzenden Lebensweise verloren gegangen. Stellenweise liegen diese Formen sehr dicht gedrängt beisammen und in diesem Fall mit ihrem spitzen Vorderende konvergierend, während die eigentlichen Körper zungenartig ins Darmlumen vorspringen. Holznahrung läßt sich bei diesen Flagellaten beobachten. Frei im Darmlumen scheinen dieselben nicht oder nur spärlich vorzukommen. Dem Bau nach zu urteilen dürfte hier ein Seitenstück zu der Gattung *Oxymonas* der hawaischen Termiten vorliegen.

Die Zusammensetzung der Flagellatenfauna wechselt, abgesehen von den nie fehlenden Devescovinen und Calonymphen, von Individuum zu Individuum innerhalb gewisser Grenzen. So treten gelegentlich in

großer Menge kleine (im Maximum 0,020 mm messende) schlanke, einkernige Formen auf, deren Plasma von Bacterien reich erfüllt erscheint. Näheres darüber kann ich nicht mitteilen, weil die Präparate nicht mit Rücksicht auf diese Formen angefertigt worden sind. Auch *Foaina*-ähnliche Formen scheinen vorzukommen.

B. Allgemeiner Teil.

1. Parasitologische Bemerkungen.

Es muß zunächst das massenhafte Vorkommen der Flagellaten im Enddarm sowohl hawaischer wie chilenischer Termiten nochmals betont werden; der Enddarminhalt besteht tatsächlich neben fein zerriebenen Holzfragmenten aus den Parasiten, beide bilden eine feine Suspension in einer transparenten Flüssigkeit; beim Eröffnen des Enddarms quillt der Inhalt als eine dickere rötlich-gelb gefärbte Flüssigkeit heraus. Die Zusammensetzung der Parasitenfauna mag hier nochmals wiederholt werden:

Calotermes castaneus Burm., Honolulu.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki.
Parajoenia grassii Janicki.
Stephanonympha silvestrii Janicki.
a) Forma minor.
b) Forma major.
Oxymonas granulosa Janicki.
Foaina gracilis Janicki.
a) Forma major.
b) Forma minor.
Kleinere Flagellaten.

Calotermes (*Cryptotermes*) *grassii*, Iquique (Chile).

Devescovina striata A. Foà.
Calonympha grassii A. Foà.
Nicht näher bestimmte Flagellaten.

Sowohl in den chilenischen wie in den hawaischen Termiten ist die Gattung *Devescovina* der bei weitem vorherrschende Parasit. Anscheinend wird die Rolle, welche die Gattung *Stephanonympha* bei der einen Art Termiten spielt, bei der andern durch die nahe verwandte Gattung *Calonympha* übernommen; die beiden vielkernigen Flagellaten sind in ähnlicher Art und Weise in den zwei Wirten vertreten, und zwar

recht zahlreich. *Parajoenia* tritt bei *C. castaneus* im allgemeinen wenig zahlreich auf und ist in ihrem Vorkommen von Individuum zu Individuum Schwankungen unterworfen. Die kleinere Gattung *Oxymonas* überwiegt numerisch in ihrer Verbreitung die Gattung *Parajoenia* recht beträchtlich. Als recht seltener Parasit, der mitunter sogar zu fehlen scheint, ist die Gattung *Foaina* zu bezeichnen.

Unter den kleinsten Flagellaten (*Trichomastix*-artige Formen) gibt es welche, die, wie es scheint, nur an Bacterien angepaßt sind, andre wiederum fressen Holzpartikelchen. Auf Holznahrung sind sämtliche der oben genannten Gattungen angewiesen; lediglich für *Foaina* möchte ich in dieser Hinsicht ein Fragezeichen beifügen. Es scheint, daß in der Art der Holzbearbeitung im Stoffwechsel bzw. vielleicht auch in der Wahl der Holzpartikelchen spezifische Unterschiede zwischen den einzelnen Gattungen bestehen. Am augenfälligsten gilt das für die Gattung *Oxymonas*, welche aus Holz regelmäßig runde Inhaltsgebilde des Plasmas von besondrer Art bereitet, ein Vorgang, der bei den übrigen Flagellaten nicht oder nicht als Regel angetroffen wird. Das Bestehen verschiedenartiger Ansprüche in bezug auf die Nahrung würde auch das Nebeneinandervorkommen mehrerer Gattungen erklärlich machen. Bacterien, frei im Enddarminhalt, habe ich niemals in größerer Anzahl angetroffen. Auf Schnitten durch den Enddarm lassen sich bei den chilenischen Termiten große stabförmige Bacterien, an der Darmwand sitzend, wo sie anscheinend ganze Rasen bilden, nachweisen. Die Bacterien, welche von kleineren Flagellatenarten oft in sehr großer Anzahl aufgenommen werden, dürften aus andern, vor dem Enddarm gelegenen Abschnitten des Darmes stammen.

Die Frage, inwiefern die bei den Termiten massenhaft vorkommenden Flagellaten als echte Parasiten aufzufassen sind, oder ob ihnen eine für den Wirt nutzbringende Funktion zufällt, ist noch nicht spruchreif. Auf die diesbezüglichen Auseinandersetzungen von Grassi sowie von Comes und Buscaglioni kann ich nur hinweisen, zu einem unzweideutigen Resultat haben dieselben nicht geführt. Von Interesse ist der von Grassi angestellte Versuch, wonach *Calotermes flavicollis*, in Blechdosen unter Darreichung von Holznahrung bei 35° C. gehalten, die großen Flagellaten (*Joenia* und *Mesojoenia*) verliert, dennoch aber monatelang am Leben bleibt und Holz zu verdauen imstande ist. Weitere Untersuchungen am lebenden Objekt sind nötig; mein beschränktes Material aus Hawai kam selbstverständlich für derartige Fragen nicht in Betracht. Immerhin betone ich, daß ich in sämtlichen mir zur Verfügung stehenden Individuen von *Calotermes castaneus* überreichliche

Infektion mit Flagellaten festgestellt habe und daß ich nicht dazu neige, die vielgestaltige Flagellatenfauna im Termitendarm als bloße Parasiten aufzufassen. In einem ähnlichen Sinne hatte sich Bugnion ausgesprochen: »il faut remarquer tout d'abord que ces Infusoires (= Trichonymphides) ne sont pas des parasites exerçant sur le développement du Termite un effet nuisible, mais qu'associés à ces insectes par une sorte de symbiose, ils jouent au contraire un rôle utile. L'infusoire, dont le corps est bourré de débus ligneux, effectue une première digestion du bois, avant d'être à son tour digéré et résorbé« (14 S. 217). Ob freilich dieser der Weg ist, auf welchem die Trichonymphiden sich nützlich erweisen, möchte ich — namentlich was den zweiten Teil der Voraussetzung anbetrifft — bezweifeln. Bezüglich der Abhängigkeit zwischen dem Vorhandensein der Flagellaten im Darm und Degeneration der Oocyten verweise ich außer auf das Werk von Grassi und Sandias namentlich auf die neueren Untersuchungen von Brunelli.

Ein Vergleich der Parasitenfauna südeuropäischer Termiten mit dem mir vorliegenden exotischen Material ergibt das Resultat, daß keine einzige von den größeren Flagellatenformen von Hawai bzw. Chile in europäischen Termiten Vertretung findet, und umgekehrt fehlt der bekannte europäische *Calotermes*-Parasit *Joenia* in meinem Material. Somit liegen in beiden Fällen eigene Faunen vor (die ganz kleinen Flagellaten werden nicht in Betracht gezogen), was ja auch in Anbetracht der geographischen Lage nicht verwunderlich ist. Immerhin ist es nicht ohne Interesse, diesem Befund die Tatsache entgegenzustellen, daß südeuropäische und nordamerikanische *Termes*-Arten gemeinsame Parasiten beherbergen: *Trichonympha agilis* Leidy und *Dinenympha gracilis* Leidy.

Die Gattung *Captotermes* in Manguinhos (Brasilien) ist durch eine eigene parasitische Fauna ausgezeichnet, und zwar soll dieselbe nach Hartmann durch eine einzige Art, *Trichonympha hertwigi* in verschiedenen Zuständen (Jugendformen, männliche und weibliche Formen) vertreten sein; nach der Auffassung von Grassi freilich, der ich mich hier anschließe, besteht die Parasitenfauna auch in diesem Fall aus drei Gattungen: *Pseudotrichonympha* Grassi, *Holomastigotoides* Grassi und *Spirotrichonympha* Grassi. Die Gattung *Spirotrichonympha* kommt bemerkenswerter Weise sowohl dem brasilianischen *Captotermes* wie dem südeuropäischen *Termes lucifugus* zu.

Entsprechend dem früher Gesagten dürfte einer jeden Gattung in der Flagellatenfauna des Termitendarmes ein besonderer Ernährungs-

modus zukommen, der möglicherweise auch für die Verdauungsarbeit des Wirtes jeweilen als ein Glied im Gesamtprozeß von Bedeutung wäre. Demnach kann die Frage aufgeworfen werden, ob beim Vergleich der Faunen weitentlegener geographischer Standorte eine gewisse physiologische Korrespondenz in Rücksicht auf die einzelnen Gattungen sich feststellen ließe.

Was die chilenischen und hawaischen Termiten anbetrifft, so scheinen solche Beziehungen bis zu einem gewissen Grade evident zu sein, wie das übrigens schon aus dem oben Gestreiften resultiert. Die Gattung *Devescovina* ist in beiden Fällen die vorherrschende Form und es kommt ihr sicher in beiden Fällen die gleiche Art der Ernährung zu. Klar dürfte ferner die Parallele zwischen *Stephanonympha* und *Calonympha* sein, welche zwei Gruppen annähernd im gleichen Zahlenverhältnis auftreten. Nicht völlig gesichert bleibt die Korrespondenz zwischen den *Oxymonas*-Arten, welche das eine Mal ganz oder vorwiegend frei im Darmlumen, das andere Mal, wie es scheint, fast ausschließlich an der Darmwand festsitzend beobachtet werden. Weit schwieriger gestaltet sich der Versuch, derartige Korrespondenzverhältnisse aufzudecken, beim Vergleich mit der wenig verwandten Parasitenfauna südeuropäischer Termiten; namentlich möchte ich betonen, daß systematisch nahestehende Formen nicht die gleiche numerische Verbreitung aufweisen und somit auch wohl nicht die gleiche Beteiligung am Gesamtprozeß der Holzbearbeitung haben können: die Gattung *Joenia* ist massenhaft vertreten im Enddarm von *Calotermes* in Südeuropa, die verwandte, allerdings viel kleinere *Parajoenia* bei hawaischen Termiten gehört zu seltenen Parasiten. Daß anderseits zwischen weniger verwandten Formen wie *Oxymonas* (Chile) und *Microrhopalodina* (Südeuropa) eine gewisse physiologische Korrespondenz vermutet wird, mag hier wiederholt werden. So wird die hier aufgeworfene Frage immer schwieriger zu beantworten, dürfte aber bei weiterer Bereicherung unsrer Kenntnisse über den Parasitenbestand von Termiten, namentlich in aneinandergrenzenden Distrikten, einer genaueren Analyse nicht unzugänglich sein.

2. Zur Systematik der Termitenparasiten und verwandter Formen.

Die Parasitenfauna im Enddarm hawaischer und chilenischer Termiten (*Calotermes* bzw. *Cryptotermes*) setzt sich in systematischer Hinsicht aus heterogenen Elementen zusammen, die aber unter dem Einfluß gleicher Lebens- und namentlich Ernährungsweise weitgehende Convergenzerscheinungen aufweisen. Von den stets vorhandenen win-

zigen *Trichomastix*-artigen Formen will ich hier absehen und nehme mir vor, die vorstehend beschriebenen Flagellaten in bezug auf ihre systematische Stellung zu untersuchen, wobei ich mit den niedrigeren Formen beginne.

Der Gattung *Oxymonas* kann leider zur Zeit nicht mit voller Bestimmtheit ihr systematischer Platz zugewiesen werden. Der Besitz eines typisch ausgebildeten, wenn auch mit dem Kern nicht in nähere Beziehung tretenden Achsenstabes stellt diesen Flagellat in die Nähe der *Tetramitidae*; die geringe Anzahl von Geißeln (2 ?) scheint aber auf niedrigere Verwandtschaft hinzuweisen. Es dürfte hier vielleicht eine Übergangsform zwischen den Protomonadinen und Polymastiginen vorliegen. Mit der Gattung *Costia* sind abgesehen von einiger Übereinstimmung im Aussehen und Lebensweise kaum Berührungspunkte zu finden. Eine gewisse Ähnlichkeit im Bau des Kernes während des Ruhezustandes mit *Chilomonas paramaecium*, während der Teilung — mit manchen Euglenoideen s. str. vermag das wichtige Merkmal vom Besitz eines Achsenstabes nicht aufzuwiegen. Daß trotz mancher abweichenden Züge Beziehungen zu *Microrhopalodina enflata* Grassi aus *Calotermes flavicollis* (Südeuropa) im Auge zu behalten sind, ist schon früher erwähnt worden.

Die Gattungen *Devescovina* und *Foaina* sind zusammen zu behandeln, weil sie untereinander auf Grund der übereinstimmenden Begeißelung nahe verwandt sind und die Unterschiede lediglich durch Merkmale von geringerer Wichtigkeit bedingt werden: so die Beschaffenheit der Körperpellicula, die Lage des Blepharoblasten, die Struktur des Kernes und Ausbildung des Parabasalapparates. Beide Gattungen sind entschieden in die Familie *Tetramitidae* Bütschli, und zwar im Anschluß an *Trichomonas* und *Trichomastix* einzureihen. Der Besitz dreier nach vorn gerichteten Geißeln und einer Schleppgeißel rechtfertigt vollauf diese systematische Einordnung, während die scheinbar bestehenden Eigentümlichkeiten der beiden Gattungen aus den Termiten bei näherer Analyse meiner Ansicht nach ihren besonderen Charakter verlieren. Das gilt namentlich vom Parabasalapparat, der bei *Devescovina* z. B., speziell bei den sogenannten »breiteren« Formen, zunächst als ein durchaus eigenes Gebilde imponiert. Nun hatte aber zuerst Alexeieff, sodann ich selbst (ohne Kenntnis der A.schen Mitteilung) bei *Trichomonas batrachorum* Perty (= *Tr. augusta* Alex.) aus *Bufo* einen einfachen aber deutlichen, schlauchförmig ausgebildeten Parabasalapparat nachgewiesen. Es wäre hier wohl auch *Protrichomonas legeri* nach Alexeieff zu nennen. Aus der allerneuesten Zeit

liegen ähnliche Angaben von KUCZYNSKI für *Trichomonas caviae* Dav. vor. Durch diese Befunde, die sich freilich nicht auf alle zur Zeit bekannten *Trichomonas*-Arten beziehen, verliert der augenfällige Apparat von *Devescovina* seine Sonderstellung: er ist lediglich in viel höherem Grade entwickelt und besonders gestaltet gegenüber dem gleichen Organell der Trichomonaden. Wenn aber etwa der Einwand erhoben werden sollte, daß die Verwandtschaft der bei Wirbeltieren parasitierenden Trichomonadinen mit Parasiten der Termiten unwahrscheinlich sei, so verweise ich auf ein kleines Flagellat aus den südeuropäischen Termiten (*Calotermes*), das mit vier (?) nach vorn gerichteten Geißeln und einer dickeren nach hinten gerichteten Schleppgeißel ausgestattet ist und das in bezug auf den Bau des Parabasalapparats (zuerst von GRASSI beobachtet) an den eben besprochenen Fall von *Trichomonas* direkt sich anschließt[1]. Diese Form, welche durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. GRASSI mir aus eigener Anschauung bekannt ist, bildet nach meiner Überzeugung den Übergang zwischen echten Trichomonaden und den hoch spezialisierten Formen wie *Devescovina* und *Foaina*. Überflüssig dürfte es sein zu erwähnen, daß die Striatur der Pellicula von *Devescovina* keinerlei Verwandtschaft mit Lophomonadiden (speziell mit Rücksicht auf *L. striata*) bedeutet. Eine derartige, meiner Ansicht nach verfehlte Schlußfolgerung hatte neuerdings MACKINNON — wenn auch mit einiger Reserve — in bezug auf *Polymastix* spec. aus *Tipula*-Larven ausgesprochen; dieser Autor vermutet eine Verwandtschaft zwischen Polymastigiden und Trichonymphiden, indem er sich auf die Ähnlichkeit in der Ausbildung der Pellicula bei *Polymastix* und *Lophomonas striata* stützt.

Wenn somit die Verwandtschaft von *Devescovina* und *Foaina* mit Trichomonaden, speziell mit der Gattung *Trichomastix*, hier in den Vordergrund gestellt wird, so bedarf es wohl anderseits kaum eines Hinweises, um die Selbständigkeit beider Gattungen gegenüber *Trichomastix* zu betonen. Daß es sich um eigene Gattungen handelt, erhellt: 1. aus der Beschaffenheit des Blepharoblasten, 2. aus der Entwicklung des Parabasalapparats, 3. aus der Beschaffenheit und namentlich der Art der Verankerung der Schleppgeißel. Dieses letztere Merkmal muß aus einem ganz andern Grunde besonders im Auge behalten werden. Es ist auffallend, wie die Schleppgeißel mit der Schleppgeißelscheide bei *Devescovina* und *Foaina* — namentlich aber bei der erstgenannten

[1] Von ganz kleinen *Trichomastix*-artigen, in meinem Material enthaltenen Formen, welche wegen ihrer Kleinheit und Überfüllung mit Bakterien sehr schwer zu studieren sind, sehe ich hier, wie schon gesagt, ganz ab.

Gattung, wo die Verhältnisse sich leichter studieren lassen — vollkommene Übereinstimmung zeigt mit den entsprechenden Organellen von *Parajoenia*. Und doch gehört ja *Parajoenia* systematisch an eine ganz andre Stelle als *Devescovina*, nämlich unzweifelhaft zu den Hypermastiginen (= Trichonymphiden der früheren Bezeichnungsweise). Ich betrachte diese Übereinstimmung als Convergenzerscheinung, bedingt durch das eigenartige Medium, in welchem sich die Flagellaten bewegen; selbstverständlich bleiben uns die Einzelheiten einer solchen konvergenten Entwicklung dunkel. Immerhin scheint mir diese Annahme näher liegend, als etwa die Voraussetzung einer Übertragung des Charakters der einen Gattung auf die andre auf dem Wege der Kreuzung, was uns in ein noch völlig unbekanntes Gebiet führen würde.

Alles in allem betrachte ich für sicher, daß *Devescovina* und *Foaina* in die Familie der Tetramitidae einzuordnen sind. Die Stellung, welche der Gattung *Devescovina* in Dofleins Protozoenwerk zugewiesen wird — unter den Trichonymphiden im Anschluß an *Joenia* — halte ich entschieden wohl nur provisorischen Charakters, wie das auch aus Dofleins Schilderung unzweideutig zu entnehmen ist. Mit viel mehr Bestimmtheit tritt Poche für die Trichonymphidennatur von *Devescovina* ein (68, S. 153). Von dem durch Doflein und Poche eingenommenen Gesichtspunkt aus läge die Notwendigkeit vor, die Gattung *Devescovina* unter den Trichonymphiden in eine eigene Familie zuzuweisen, was auch von Doflein (nom. nud.) und Poche[1] geschehen ist. Auch Hartmann weist *Devescovina* ihre systematische Stellung unter *Hypermastigina* an, betont allerdings gleichzeitig die nahen Beziehungen zu Trichomonaden (43). Mit der Ausschaltung der in Rede stehenden Gattung von den Trichonymphiden und ihrer Anreihung an *Trichomastix*-ähnliche Formen, kommt meiner Ansicht nach das Bedürfnis nach einer besonderen Familie — und das gleiche gilt für die Gattung *Foaina* — in Wegfall.

Die Gattungen *Calonympha* und *Stephanonympha*, welche in den chilenischen bzw. hawaischen Termiten einander gewissermaßen vertreten, bilden eine eigene Familie der Calonymphidae Grassi. Die Eigenart dieser Gattungen besteht in einer mehrfachen Wiederholung einer Organellengruppe, die ich bei *Calonympha* Karyomastigont ge-

[1] Poche definiert die Familie Devescovinidae f. nov. wie folgt: »Trichonymphiden, die wenige nach vorn gerichtete Geißeln, die von einem Blepharoblasten entspringen, und eine nicht von diesem ausgehende dicke Schleppgeißel, 1 Kern und 1 Parabasalkörper, aber keine undulierenden Membranen besitzen« (68, S. 153).

nannt habe (Kern mit plasmatischen Differenzierungen + Blepharoblast + Geißeln + Achsenfaden + Parabasalapparat). Das multiple Vorkommen dieser Organellengruppe ist an sich nicht ohne Vermittlung; ich erinnere an die mehrkernigen von mir beobachteten Exemplare von *Lophomonas blattarum*, ferner — wenn auch weniger im einzelnen übereinstimmend — an multiple Teilungsstadien bei Trypanosomen. Wenn somit auf der einen Seite die Erscheinung der multiplen Karyomastigonten als dauernder vegetativer Zustand der Flagellatenzelle den Calonymphiden ihre Sonderstellung als Familie zusichert, so kann auf der andern Seite zur Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse nicht diese Erscheinung selbst, sondern nur der Charakter der einzelnen Karyomastigonten vergleichend ins Auge gefaßt werden. Und da ergibt es sich unter Berücksichtigung der Tatsache, daß jeder Blepharoblast mit vier (allerdings schwer einzeln nachweisbaren) Geißeln in Verbindung steht, die Einreihung der Familie in die Ordnung der *Polymastigina*, wie das Grassi zum Teil auf Grund meiner Untersuchungen hervorgehoben hatte. Des weiteren dürfte die nähere Beschaffenheit der Flagellengruppe — das eine Flagellum ist stärker entwickelt als die drei andern — auf Beziehungen zu *Trichomastix*-artigen Formen hinweisen. In Übereinstimmung mit Grassi betrachte ich die Calonymphiden als einen selbständigen und terminalen Zweig, der aus den Tetramitiden entspringt; die Charakterzüge der *Polymastigina* als Ordnung wurden hingegen, meiner Meinung nach, nicht überschritten[1].

Demnach kann die von Hartmann behauptete, offenbar in erster Linie auf Grund des äußeren Merkmals der sehr zahlreichen Geißeln deduzierte Verwandtschaft zwischen *Calonympha* und *Trichonympha agilis* nicht aufrecht erhalten werden. Abgesehen eben von dem Reichtum der Geißeln, kann von einer weitgehenden morphologischen Übereinstimmung, welche Hartmann hervorhebt, nicht gesprochen werden. Die individuelle Einheit, welche durch den Kern und den von dem Vorderkörper entspringenden Flagellenmantel bei *Trichonympha* repräsentiert wird, ist mit einem Karyomastigonten bei *Calonympha* und nicht mit der Gesamtsumme derselben, wie das Hartmann tut, zu homologisieren. Daß diese Art der Homologisierung und nicht die Hartmannsche zu Recht besteht, ergibt sich aus ihrem engen Anschluß an Tatsachen. Eine Multiplikation der Kerne und der zugehörigen Geißeln unter Bildung mehrerer der mütterlichen Einheit gleichwertiger Einheiten, die im ungeteilt bleibenden Plasma eingeschlossen sind, ist mir

[1] Vgl. dem gegenüber Doflein, 26 S. 537 und Poche, 68 S. 153.

bei Mastigophoren bekannt (vgl. *Lophomonas blattarum*). Eine Zergliederung des Kernes hingegen und des Geißelapparats in Einheiten niederer Ordnung ist mit Sicherheit nirgends konstatiert. Die HARTMANNsche Unterscheidung des angeblich polyenergiden Kernes von *Trichonympha* gegenüber den monoenergiden Kernen von *Calonympha* entbehrt einer genügenden Grundlage, wie ich in Übereinstimmung mit GRASSI hervorhebe. Den Beweis dafür, daß die chromatischen Kugeln im Ruhekern von *Trichonympha agilis* »Caryosome« sind und die polyenergide Natur des Kernes bedingen, ist HARTMANN einstweilen noch schuldig geblieben. Die monoenergide Natur der Kerne von *Calonympha* wäre nur in dem Fall begründet, wenn sich der Nachweis simultaner Entstehung aller Kerne aus einem Mutterkern (Polycaryon) erbringen ließe; dies ist aber zur Zeit nicht der Fall, succedane Zweiteilung allein ist beobachtet worden, und so kommt die größte Wahrscheinlichkeit derjenigen Deutung zu, welche sich am engsten an die bekannten Tatsachen anschließt.

Daß ich die HARTMANNsche Lehre von den polyenergiden Kernen nicht als solche anfechte, ergibt sich übrigens schon aus dem eben gemachten Zugeständnis; wo sie den Tatsachen entspricht, kommt ihr selbstverständlich uneingeschränkte Geltung zu.

Aus dem Vorstehenden leuchtet es zur Genüge ein, daß *Calonympha* und *Stephanonympha* eine eigene Polymastigidenfamilie bilden, was zuerst von GRASSI erkannt worden ist. Der Unterschied zwischen *Calonympha* und *Stephanonympha* besteht in erster Linie im Besitz besonderer Differenzierungen bei der erstgenannten Gattung, die ich als Akaryomastigonten bezeichnet habe. Diese Komplikation im Bau von *Calonympha* ist schon im speziellen Teil besprochen worden; bei einer Erörterung über die systematische Stellung von *Calonympha* kann dieselbe unberücksichtigt bleiben.

In die Familie der C a l o n y m p h i d a e hatte GRASSI auch *Microrhopalodina enflata* eingereiht. Ich habe schon früher hervorgehoben, daß möglicherweise Beziehungen zwischen *Oxymonas* und *Microrhopalodina* bestehen, sodaß ich die Stellung von *Microrhopalodina* unter den Calonymphiden als nicht vollkommen sicher betrachte. Ausführlichere Bearbeitung dieser in Rede stehenden Gattung ist noch abzuwarten und damit auch die Entscheidung über ihre systematische Stellung. Die Familie würde ich wie folgt charakterisieren: »Polymastiginen mit vielen Kernen, Blepharoblasten, Achsenfäden, Parabasalapparaten; aus einem jeden Blepharoblasten entspringen etwa vier Geißeln. Die Gesamtheit der Achsenfäden tritt central zu einem Bündel zusammen,

welches die vordere, die übrigen Organellen enthaltende Körperpartie stützt«. Diese Familiendiagnose ist mit spezieller Rücksicht auf die zwei typischen Gattungen abgefaßt. GRASSI hatte die Familie folgendermaßen beschrieben: »Molti nuclei, molti fili assili, molti blepharoblasti, molti collari. A ciascun filo assile spetta un ciuffetto di flagelli. Periodo di vita libera piu o meno lungo« (37, S. 730).

Die Gattung *Parajoenia* bekundet durch den Besitz überaus zahlreicher Geißeln in Gegenwart eines einzigen Kernes ihre Zugehörigkeit zu der Ordnung *Hypermastigina* Grassi (früher Trichonymphidae Leidy). Neuerdings hatte GRASSI die Gattungen, die hier in Betracht kommen, zusammengestellt, und seine Liste umfaßt zehn Gattungen: *Eulophomonas*, *Lophomonas*, *Mesojoenia*, *Joenia*, *Microjoenia*, *Trichonympha*, *Pseudotrichonympha*, *Spirotrichonympha*, *Holomastigotoides*, *Holomastigotes*. Die Liste ist zu vervollständigen durch *Leidyonella* Frenzel und *Gymnonympha* Dobell; eine erneute Untersuchung dieser beiden Gattungen ist erwünscht.

Sämtliche Gattungen dieser Ordnung hatte GRASSI provisorisch in einer einzigen Familie Lophomonadidae vereinigt. Die Notwendigkeit einer Gruppierung der einzelnen Gattungen zu geschlossenen Verbänden hatte GRASSI eingesehen, doch hatte er vorläufig in Anbetracht der Schwierigkeit, welche manche Übergangsgattungen (*Microjoenia*, *Pseudotrichonympha*) einer Einteilung der Ordnung in Familien entgegenstellen, von einem solchen Schritt Abstand genommen. Es scheint mir nunmehr an der Zeit, die Einteilung der Ordnung vorzunehmen, und ich schlage vor, im Anschluß an Andeutungen, die bereits GRASSI in dieser Richtung gemacht hatte — allerdings mit einiger Modifikation — vier Familien der Hypermastiginen zu unterscheiden[1]. Indem wir die niederen Flagellaten im Anschluß an KLEBS und DOFLEIN in die Ordnungen der *Protomonadina* und *Polymastigina* zusammenfassen, registrieren wir die nun in Betracht kommenden Formen als

III. Ordnung. *Hypermastigina* Grassi.

1. Familie: Lophomonadidae s. str.

Eulophomonas Grassi.

Lophomonas Bütschli.

[1] HARTMANN unterscheidet neuerdings drei Familien der Hypermastiginen: »1. Lophomonadidae, einfachere, monoenergide Formen, 2. Calonymphidae, vielkernige Formen, 3. Trichonymphidae, Formen mit mehr oder minder totaler Bewimperung und polyenergiden Kernen« (43, S. 1210).

2. Familie: Joeniidae.
Mesojoenia Grassi.
Joenia Grassi.
Parajoenia Janicki.
Microjoenia Grassi.

3. Familie: Trichonymphidae s. str.
Trichonympha Leidy.
Leidyonella Frenzel.
Gymnonympha Dobell.

4. Familie: Holomastigotidae.
Pseudotrichonympha Grassi.
Spirotrichonympha Grassi.
Holomastigotoides Grassi.
Holomastigotes Grassi.

Die vier Familien charakterisiere ich wie folgt:

Lophomonadidae. Kleinere Formen mit wenig zahlreichen oder sehr zahlreichen Geißeln, deren Insertionsstellen einen (gelegentlich durchbrochenen) Kreis am Vorderende bilden. Achsenstab vorhanden.

Joeniidae. Vorwiegend größere bis sehr große Formen, deren sehr zahlreiche Geißeln auf einer Fläche des vorderen Körperendes verteilt sind. Achsenstab vorhanden.

Trichonymphidae. Sehr große Formen, deren zumeist überaus lange und sehr zahlreiche Geißeln am vorderen Körperende inserieren; die Zona flagellifera kann sich über mehr als ein Drittel des Körpers ausdehnen. Das vordere Körperende mit einer knopfartigen oder tubulösen Differenzierung (»Kopforgan«) ausgestattet. Achsenstab fehlt.

Holomastigotidae. Große bis sehr große Formen, über deren ganzen Körper sich die Flagellen erstrecken; diese sind entweder sehr dicht beisammenstehend oder längs von Spirallinien angeordnet. Kopforgan vorhanden (oder fehlend?), Achsenstabstrukturen (»bastoncelli«, Grassi) vorhanden oder fehlend.

Was die uns hier interessierende Gattung *Parajoenia* des näheren anbetrifft, so steht ihre nahe Verwandtschaft mit *Joenia* außer Zweifel. Gemeinsam haben die beiden Gattungen außer der Körpergestalt, die flächenhaft am Scheitel angebrachten, aber doch gewissen Zügen folgenden langen und sehr zahlreichen Geißeln, ferner die allgemeine Struktur des Achsenstabes und dessen enge Beziehungen zum Kern, der Besitz von cilien- bzw. borstenartigen Gebilden in größerer oder

geringerer Ausdehnung an der hinteren Körperpartie, Entwicklung von Lacunen im Zusammenhang mit lamellären Strukturen in der Umgebung des Kernes usw. Unterschiede zwischen den beiden Gattungen sind gegeben in der Beschaffenheit des Kernes, in der Lage und Größe des Blepharoblasten, in der Ausbildung des Parabasalapparats, sowie im speziellen Verhalten des hinteren Achsenstabendes und schließlich im Besitz einer Schleppgeißel bei *Parajoenia*. In bezug auf dieses letztgenannte Merkmal nimmt *Parajoenia* überhaupt eine Ausnahmestellung unter den bis jetzt bekannten Formen der *Hypermastigina* ein. Vielleicht läßt sich in dieser Beziehung eine gewisse Anknüpfung an *Joenia* darin erblicken, daß von den überaus zahlreichen Geißeln dieser Gattung ein Teil — nach GRASSI — konstant nach hinten gerichtet ist und vielleicht als Steuerapparat zu funktionieren hat (»sembra funzionare da timone«), während der nach vorn gerichtete Flagellenschopf, der aus etwas kürzeren Geißeln besteht, die eigentlichen Ruderschläge auszuführen hätte. Bei *Parajoenia* habe ich nichts von einer solchen Scheidung der Geißeln in zwei sich verschieden verhaltende Gruppen beobachtet, und so wäre es nicht unmöglich, daß die Schleppgeißel die bei *Joenia* nach hinten gerichteten Geißeln vertritt. Auf die auffallende Ähnlichkeit in der Anordnung der Schleppgeißel mit ihrer Scheide bei *Parajoenia* und *Devescovina* bzw. *Foaina* habe ich bereits hingewiesen und konvergente Entwicklung in erster Linie ins Auge gefaßt.

Innerhalb der Ordnung der *Hypermastigina* finden wir eine fast kontinuierliche Reihe von relativ einfach organisierten Formen wie *Eulophomonas* Grassi bis zu hochkomplizierten, total bewimperten Gattungen. Mit Recht bemerkt GRASSI, daß *Eulophomonas* — bei welcher Gattung die Geißelzahl von 5 bis über 15 variieren kann — ein Verbindungsglied darstellt zwischen *Hypermastigina* und *Tetramitidae*. Über die Gattung *Lophomonas* steigert sich die Komplikation, um in *Joenia* und *Parajoenia* den Höhepunkt der einen Entwicklungsrichtung der *Hypermastigina* zu erreichen, ohne die Flagellatennatur zu verlieren. *Microjoenia* bildet den Übergang zu *Trichonympha*, wie das GRASSI schon im Jahre 1894 hervorgehoben hatte. Wie bei *Trichonympha* ist hier das äußerste Vorderende des Körpers frei von Flagellen; diese entspringen in dichten sublongitudinalen Serien, welche der Geißelinsertionen tragenden Striatur von *Trichonympha* entsprechen. Durch diese charakteristische Gattung, der sich noch *Leidyonella* und *Gymnonympha* anschließen, ist wiederum ein selbständiger Zweig in der Stammesgeschichte der *Hypermastigina* gekennzeichnet. Sind in diesen

Formen die wogenden, außerordentlich zahlreichen Geißeln auf das Vorderende, in größerer oder geringerer Ausdehnung beschränkt, so tritt bei den Holomastigotiden die Ausbreitung der Geißeln über die ganze Körperoberfläche als Neuerwerb auf, wobei die Geißeln, sei es außerordentlich dicht beisammen, in kaum kenntlichen Reihen angeordnet erscheinen, sei es spiraligen Insertionslinien folgen. Der Zusammenhang mit *Trichonympha* wird in erster Linie durch das in beiden Fällen vorhandene (ob sekundär gelegentlich rückgebildete?) eigentümliche Kopforgan bewerkstelligt.

Die hier skizzierte, namentlich auf Grassis Untersuchungen sich stützende und von ihm zuerst vertretene Auffassung der Trichonymphiden s. lat. (= *Hypermastigina*) als hoch entwickelter Flagellaten, ist bekanntlich nicht ohne Widerspruch geblieben. Hartmann hatte im Jahre 1910 den Versuch unternommen, die nahe Verwandtschaft dieser kompliziert gebauten Formen mit Flagellaten zu leugnen und ist mit dem Vorschlag aufgetreten, die Trichonymphiden als eine besondere Klasse dem System der Protozoen einzureihen. Die Beobachtungen Hartmanns beziehen sich auf Parasiten im Enddarm von *Captotermes hartmanni* in Manguinhos, in welchen Hartmann fälschlicherweise die Gattung *Trichonympha* Leidy zu erkennen glaubte. In dem Bewußtsein, die vermeintlich fehlerhafte Darstellung früherer Autoren, namentlich wohl Grassis, auf einen Schlag korrigieren zu können, schrieb Hartmann in der Einleitung zu seiner Arbeit: »Es zeigte sich jedoch gleich, daß es sich um total bewimperte Formen handelt, die mit den Mastigophoren, deren sämtliche Gruppen ich aus eigener Anschauung genau cytologisch kannte, nichts zu tun haben« (40, S. 351).

Neuerdings hatte Hartmann seinen Standpunkt insofern modifiziert, als er zugibt, daß die einfachen Formen unter den Trichonymphiden wie *Lophomonas*[1], sich ganz an Flagellaten anschließen; »deshalb erscheint die früher schon von Grassi vertretene Flagellatennatur der Trichonymphiden wenigstens für die meisten Formen gerechtfertigt«. »Ob allerdings auch die total bewimperten Gattungen (*Trichonympha* usw.)[2] hierher gehören, ist gegenwärtig noch nicht zu entscheiden« (43, S. 1209).

Wenn auch die höheren Hypermastiginen infolge der Komplikation ihres Baues eine gewisse Sonderstellung einnehmen, so sind doch die

[1] Hartmann nennt in diesem Zusammenhang auch *Calonympha*, was nach dem oben Mitgeteilten nicht zutreffend sein dürfte.

[2] Die Bezeichnung von *Trichonympha* als »total bewimpert« ist falsch.

Gründe, welche HARTMANN ins Feld führte, um die Eigenart der Trichonymphiden zu dokumentieren und welche zum Teil heute noch nicht widerrufen geblieben sind, zum Teil von neuem, wenn auch in einem andern Sinne, verwertet werden, nicht ohne weiteres annehmbar und müssen einer kurzen Betrachtung unterzogen werden. »Der Achsenstab der Trichomonaden ist eine einfache Centrodesmose, sei es nun, daß die Ansicht von PROWAZEK zutrifft, wonach er eine Centrodesmose des Karyosomes darstellt, oder die von DOBELL, wonach es sich um eine Centrodesmose des Basalkornes handelt. Der sogenannte Achsenstab der Trichonympiden dagegen ist eine viel kompliziertere Bildung, nämlich die Summe der Centrodesmosen eines polyenergiden Kernes bzw. einer Masse von Basalkörnern« (*Trichonympha agilis*, 40, S. 382). Die Gattung *Trichonympha* weist nun keinen evidenten Achsenstab auf, wenigstens keinen, dessen Genese bekannt wäre; schon aus diesem Grunde sind die HARTMANNschen Ausführungen unklar. Anschließend an das Obige beruft sich dieser Autor auf die Gattung *Calonympha*, deren viele Achsenstäbe (Achsenfäden) den Übergang gewissermaßen bilden sollten zü dem komplizierten Stützorgan von *Joenia* und *Trichonympha*. Daß die Kennzeichnung von *Calonympha* als mit vielen monoenergiden Kernen ausgestattet, gegenüber dem einzigen angeblich polyenergiden Kern von *Trichonympha* von mir nicht als stichhaltig erachtet wird, habe ich schon oben betont. Ich vermute, HARTMANN hatte sich täuschen lassen durch den verschiedenen Grad in der Ausbildung des Achsenstabes, welcher Grad aber meiner Ansicht nach mit mono- bzw. polyenergider Natur des Kerns nichts zu tun hat. »Der Achsenstab von *Trichomastix* ist eine einfache Fibrille . .«, so schreibt HARTMANN an einer andern Stelle seiner Arbeit (40, S. 376); das gilt aber keineswegs durchgreifend für alle *Trichomastix*-Arten; *Tr. batrachorum* z. B. zeigt keinen einfach fibrillären Achsenstab, vielmehr ist derselbe recht voluminös und für derartige Schwankungen lassen sich auch innerhalb der Gattung *Trichomonas* Beispiele anführen; gerade die neueste Arbeit von KUCZYNSKI bringt für beide Gattungen Belege in dieser Richtung (54, S. 126, Textfig. A). Es dürfte hier ausschlaggebend sein, ob die persistierende und in die Länge wachsende Centralspindel allein zum Achsialgebilde wird — das gilt meiner Ansicht nach für *Calonympha*, wo die Achsenfäden tatsächlich rein fibrillär bleiben — oder ob im Umkreis einer derartigen Fibrille, die nur als Grundlage dient, das Plasma sich scheidenartig differenziert und einen voluminösen Achsenstab liefert. Von einer näheren Beschaffenheit des Kernes sind diese Vorgänge schon deshalb unabhängig, weil sie, wie gesagt, innerhalb ein und derselben Gattung

angetroffen werden. Immerhin wäre eine speziellere Untersuchung dieser Frage von dem hier gekennzeichneten Gesichtspunkt aus wünschenswert. In bezug auf *Joenia* verliert die obige Ausführung gegen Hartmann insofern an Bedeutung, als diese Gattung neuerdings von Hartmann zu den »monoenergiden« Lophomonadiden gerechnet wird.

Was nun die polyenergide Natur des Kernes selbst anbetrifft, so behält Hartmann dieses Charakteristikum für die Trichonymphiden im engeren Sinne bei (*Trichonympha, Holomastigotoides*). Als Stütze dienen diesem Autor offenbar in erster Linie seine eigenen Untersuchungen an Parasiten von *Captotermes hartmanni*, welche er »mit großer Wahrscheinlichkeit« als Jugendformen, männliche resp. weibliche Individuen einer einzigen Species, *Trichonympha hertwigi*, ansprechen zu müssen glaubte, welche aber nach Grassi Vertreter drei verschiedener Gattungen sind: *Spirotrichonympha* (= Jugendformen), *Pseudotrichonympha* (= Männchen) und *Holomastigotoides* (= Weibchen). Das Entscheidende an den Beobachtungen Hartmanns wäre die Entstehung von Gametenkernen aus dem Kern des Mutterflagellats, ein Vorgang, der nach Hartmann sowohl bei den supponierten männlichen wie weiblichen Formen sich beobachten ließ. Die diesbezügliche Darstellung Hartmanns betrachte ich als nicht einwandfrei. Im Ausstrichpräparat, namentlich beim massenhaften Vorkommen von Flagellaten, treten nach meinen Erfahrungen vielfach Bilder auf, welche die größte Vorsicht in der Interpretation erheischen; manche Exemplare von Parasiten sind dann direkt unbrauchbar, und ein solches scheint mir u. a. in Fig. 32, Taf. XIX bei Hartmann abgebildet zu sein, von dem es freilich heißt, daß es »einer der klarsten Fälle« der Anfänge der Gametenbildung darstellt. Was die anscheinend kernartigen Gebilde im Plasma der »männlichen« Form sind (Fig. 33—38, Taf. XIX), lasse ich dahingestellt; erwähnen möchte ich aber, daß ein Auffressen der ganz kleinen Flagellatenformen durch größere von mir im Termitendarm gelegentlich beobachtet worden ist, wobei die Kerne der aufgefressenen Flagellaten deutlich sichtbar werden. Den Fig. 57 und 58, Taf. XXX, welche als »Abschnürung der Schwärmer (Gameten) von der Oberfläche« von Hartmann bezeichnet werden, wäre ich geneigt, eine andre Deutung zu geben. Ich glaube, daß es sich um winzige Flagellaten, wie sie im Termitendarm immer vorkommen, handelt, welche nicht in den Entwicklungscyclus von »*Trichonympha*« gehören und einfach um einen Ballen von Holzpartikelchen und Detritus angesammelt sind. Derartige Bilder sind mir aus *Calotermes castaneus* (Honolulu) bekannt.

Von dem vermeintlichen Muttertier, von dem »eine ganze Anzahl von kugelförmigen Knospen an der Zelloberfläche sich abschnüren« bleibt ein »Restkörper« zurück; dieser »enthält nur Spuren von Plasma und besteht fast ausschließlich aus Holzstückchen, die den Inhalt des Entoplasmas erfüllt hatten« (S. 378). Zu dieser Darstellung stimmt die ausgesprochene Vermutung recht gut. Die angebliche Zusammensetzung des Kerns der »männlichen« Form aus Tochterkaryosomen (Sekundärkernen) [Fig. 23, Taf. XXVIII], sowie die Entstehung der Tochterkaryosome durch fortgesetzte Zweiteilung innerhalb des polyenergiden Kernes der »weiblichen« Form, von welch letzterem Vorgang »nur ein einziges Stadium« vorliegt, bedürfen weiterer Belege, bevor sie in Schlußfolgerungen von allgemeinem Charakter Verwendung finden können.

Ebensowenig erwiesen ist die »polyenergide« Natur des Kernes von *Trichonympha agilis* und es darf somit dieses Merkmal bis auf weitere Untersuchungen klassifikatorisch nicht verwendet werden.

3. Über den Parabasalapparat.

Als Parabasalapparat habe ich vor zwei Jahren ein zuerst von Grassi bei *Joenia annectens* (38, S. 47, Fig. 7, 8, 9, Taf. V) unter dem Namen Collare beschriebenes Organell bezeichnet, welches nach seitherigen Untersuchungen von Grassi, A. Foà sowie den meinigen bei parasitischen Flagellaten weite Verbreitung und mannigfache Ausbildung findet. Eigentlich hatte schon Bütschli im Jahre 1878 dieses Organell bei *Lophomonas blattarum* gesehen, welches er als ein dichteres, dunkleres Plasma, das den vom Nucleus eingenommenen Raum umhüllt, beschrieben und abgebildet hatte (16). Die Berechtigung eines neuen Namens ist darin gegeben, daß der von Grassi angewandte Terminus »Collare« bereits für den membranösen Kragen der Choanoflagellaten vergeben ist und regelmäßig in diesem Sinne Verwendung findet (vgl. u. a. Dofleins Protozoenwerk, S. 473).

Der wesentliche und in den meisten Fällen allein augenfällige Bestandteil des Parabasalapparats ist der Parabasalkörper. Seine spezifische Form ist sehr wechselnd bei verschiedenen Gattungen von Flagellaten, konstant scheint hingegen seine stoffliche Zusammensetzung zu sein: er besteht aus einem dichten, durchaus homogenen, nicht körnigem Plasma, das bei Anwendung verschiedener Färbemethoden von dem umgebenden Körperplasma in auffallender Weise absticht, einer scharfen membranösen Umgrenzung aber sicher entbehrt. Sehr deutlich, als eine bräunliche Masse, wird die Substanz des Parabasal-

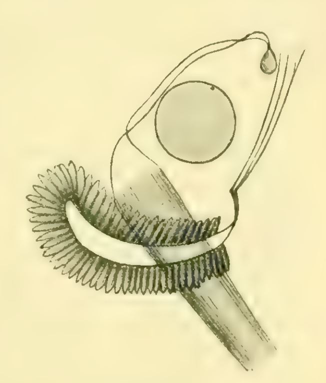
körpers nach Fixierung mit Osmiumsäure-Gemischen dargestellt; nach Sublimatkonservierung (Schaudinnsche Lösung) läßt sich dieses eigenartige Plasma mit Eisenhämatoxylin stark färben. Ferner mit Hämalaun und mit Eosin, dagegen nicht mit Delafields Hämatoxylin. Eine Ausnahme in dieser letzteren Hinsicht macht der Parabasalapparat bei dem von mir als »Form I« verzeichneten kleinen Flagellat aus den Hawaischen Termiten. In diesem Fall sind auch sonst einige Abweichungen im Verhalten des Parabasalapparats feststellbar: er ist nicht in dem Maße konstant, wie in typischen Fällen, und ferner pflegt er dem Achsenstab direkt sich anzuschmiegen.

Wo der Apparat starke Entfaltung erlangt, läßt er sich deutlich bereits am Leben beobachten (*Lophomonas*, *Joenia*, *Devescovina*).

Was die, wie gesagt, sehr mannigfache Gestalt des Parabasalkörpers anbetrifft, so möchte ich zwei große Gruppen unterscheiden: in der einen ist der Parabasalkörper einheitlich massig, sei es als ein Schlauch (*Trichomonas*, *Devescovina*), sei es als zungenartiges Gebilde (*Stephanonympha*) oder endlich als ein rundlich umschriebenes, abgeplattetes Körperchen (*Calonympha*); in der andern Gruppe erscheint der Parabasalkörper in eine große Anzahl von Stäbchen bzw. Blättchen (Parabasalia) aufgelöst (*Lophomonas blattarum*, *Joenia*). Doch scheint diese Unterscheidung nicht immer mit den systematischen Grenzen Hand in Hand zu gehen; so finden wir in der Familie der *Joeniidae* beide Typen vereinigt (*Joenia* und *Parajoenia*), wohingegen die systematisch entferntere *Lophomonas* mit *Joenia* in bezug auf den Parabasalapparat ziemliche Übereinstimmung zeigt. Der gesamte Apparat dürfte eben ein modulationsfähiges Organell in der Flagellatenzelle sein, das weniger Beharrlichkeit in der Entwicklung aufweist als etwa die Zahl und Insertionsart der Geißeln. Auf die speziellen Formen, welche z. B. der schlauchförmige Parabasalkörper annehmen kann — ich erinnere nur an die extreme korkzieherartige Ausbildung bei *Devescovina* —, soll hier nicht näher eingegangen werden. Sollte es vielleicht auffallen, daß bei allen Gattungen aus chilenischen und hawaischen Termiten, welche einen Parabasalapparat besitzen, dieser einen massigen Charakter hat, während *Joenia* und *Mesojoenia* der europäischen Termiten, sowie *Lophomonas blattarum* aus *Periplaneta* gefiederte Parabasalkörper aufweisen, so ist dem zu entgegnen, daß in dieser Beziehung kein durchaus prinzipieller, etwa zoogeographisch begründeter Unterschied vorliegt: zusammen mit *Joenia* und *Mesojoenia* parasitiert in *Calotermes flavicollis* ein kleines in die Nähe von *Trichomastix* zu rechnendes Flagellat, das mit einem ausgesprochen schlauchförmigen, ungegliederten Parabasal-

körper ausgestattet ist. Immerhin läßt sich ein gewisser einheitlicher Charakter im Parabasalapparat der in dieser Arbeit beschriebenen Parasiten exotischer Termiten nicht leugnen.

Als Stütze des Parabasalkörpers tritt ein starker Faden, von mir Parabasalfaden genannt, auf. Zum erstenmal ist derselbe von GRASSI bei *Joenia* beobachtet worden, wo er zugleich mit am deutlichsten entwickelt ist. In diesem Fall ist der Parabasalfaden ein Doppelfaden, der unterhalb des Kernes den Achsenstab (»mestolo«) schlingenartig umfaßt und von Stäbchen- bzw. blättchenförmigen Parabasalia besetzt ist (»corpi bastoncelliformi«, »foglioline«) (Textfig. 12). Nach vorn geht der Doppelfaden in ein lineares nacktes Gebilde über (»regolo«), das apical heraufsteigt und einerseits mit dem Blepharoblasten, anderseits mit dem Basalplättchen, das die Geißeln trägt (»laminetta basale dei flagelli«), in Verbindung tritt. Wo der Parabasalkörper schlauch- bzw. zungenförmig entwickelt ist, da findet man bei geeigneter, nicht immer erreichbarer Präparation den Parabasalfaden als Begleiter des Schlauches an der äußersten Peripherie desselben angebracht. Mitunter folgt der Stützfaden dem Parabasalkörper nicht auf dessen ganzer Länge und endet frei rankenartig für sich (*Parajoenia*). In den Karyomastigonten von *Calonympha* ist der Parabasalfaden ein kurzes, nach Behandlung mit Osmiumgemischen und Eisen-Hämatoxylin deutlich darstellbares fädiges Gebilde, das tangential in bezug auf den Kern gestellt ist und die Plasmamasse des Parabasale stützt. Bedecken die Parabasalia eine Fläche, wie das bei *Lophomonas blattarum* zutrifft, so kommt der Membran, auf welcher der Parabasalapparat ruht, die stützende Funktion zu. In diesem Fall handelt es sich um den membranösen Kelch, welcher den Kern umschließt und welcher von mir als Differenzierung des Achsenstabes aufgefaßt wurde; ein typisches Fadenorganell scheint unter solchen Umständen zu fehlen (Taf. XVII, Fig. 46).



Textfig. 12.
Joenia annectens GRASSI. Kern, Blepharoblast, Achsenstab und Parabasalapparat. Halbschematisch. Nach GRASSI und FOÀ.

Außer der Stützfunktion fällt dem Parabasalfaden die Aufgabe zu, den Parabasalkörper mit dem Blepharoblasten resp. den Basalkörperchen in Verbindung zu bringen, wie das schon aus der kurzen Schilderung der Verhältnisse bei *Joenia* ersichtlich war. Sehr deut-

lich ist eine solche Verbindung bei *Devescovina* nachweisbar; sie ist auch bei *Parajoenia* vorhanden und fehlt ferner bei *Stephanonympha* nicht. In diesem letzteren Fall allerdings grenzen die Parabasalkörper in der Regel direkt mit ihrem verschmälerten Teil an die Blepharoblasten und nur bei bestimmten Dehnungsverhältnissen des Tieres offenbar kommt es zur Bildung eines längeren Fadens. Ein unmittelbarer Anschluß der Parabasalia an den Blepharoblasten liegt auch bei *Foaina* vor. Wenig übersichtlich sind die Strukturen in den Karyomastigonten von *Calonympha*, wo zwar ein Parabasalfaden vorhanden, aber dessen Beziehungen zum Blepharoblasten nicht zu analysieren sind. Die Vermutung Kuczynskis, die Parabasalfäden seien rhizostylartigen Bildungen an die Seite, zu stellen (54, S. 178), ist meiner Ansicht nach bei späteren Untersuchungen im Auge zu behalten.

Wenn in typischen Fällen die zwei Bestandteile des Parabasalapparats, der Körper und der Faden, wohl zu unterscheiden sind, so kann der Apparat im übrigen sehr vereinfacht werden, und in den Akaryomastigonten von *Calonympha* ist lediglich ein winziges, etwa ovales Klümpchen besonderen Plasmas, in einer gewissen Entfernung vom Blepharoblasten angebracht, zu beobachten. Es soll hier auch der rundlichen Körperchen gedacht werden, welche von mir an der Basis der kurzen borstenartigen Geißeln, die den Hinterkörper von *Parajoenia* bedecken, nachgewiesen worden sind. Vielleicht, daß einem solchen rudimentären, aber in gewisser Anzahl in der Flagellatenzelle sich wiederholenden Parabasalapparat eine weitere Verbreitung zukommt; so ist hier die Gattung *Spirotrichonympha* zu nennen, welche »una serie di corpicciuoli tondeggianti lungo le linee spirali dei flagelli« nach Grassi (37, S. 729) aufweist, Bildungen, deren Ähnlichkeit mit Parabasalkörpern mir aus eigener Anschauung bekannt ist.

Was die Verbreitung des Parabasalapparats anbetrifft, so kennen wir denselben heute bei vier Vertretern der *Tetramitidae*, nämlich bei *Devescovina*, *Foaina*, *Trichomonas* (*Tr. augusta*, *Tr. caviae*) und bei einer noch nicht näher beschriebenen *Trichomastix*-artigen Form aus südeuropäischen *Calotermes*, ferner bei folgenden Gattungen der *Hypermastigina*: *Lophomonas*, *Mesojoenia*, *Joenia*, *Parajoenia* und weniger sicher bei *Spirotrichonympha*. Was die Gattung *Trichonympha* anbetrifft, so liegt möglicherweise in dem aus radialen Stäbchen gebildeten Körbchen (»cestello« Grassi) ein sehr modifizierter Parabasalapparat vor, doch sind über diese Fragen ausführliche Untersuchungen abzuwarten. Bezüglich der Gattung *Trichomonas* sei hinzugefügt, daß der schlauchförmig ausgebildete Apparat zum erstenmal von Alexeieff

bei *Tr. batrachorum* Perty (= *Tr. augusta* Alex.) Ende 1910 abgebildet, aber nicht näher gewürdigt worden ist (4, Notes et Revue, Fig. 12, S. XVIII). Ohne Kenntnis der Mitteilung von Alexeieff habe ich im Jahre 1911 den Parabasalapparat bei derselben Species beschrieben (47). Ich muß hervorheben, daß bei dieser Species der Parabasalapparat nicht immer sich nachweisen läßt; doch vermute ich, daß es sich zum Teil um rein technische Schwierigkeiten handelt. Einmal habe ich den typischen Parabasalschlauch in Verbindung mit dem einen Pol der extranucleären Spindel beobachtet, während die weit auseinanderliegenden, durch ein von der Kernmembran gebildetes Fädchen noch miteinander verbundenen Kerne mit je vier, so viel sich beurteilen ließ, chromatischen Streifen, sich eben zur Rekonstruktion anschickten (Textfig. 13). Bei *Trichomonas* (*Protrichomonas*) *legeri* beschreibt Alexeieff ein stäbchenartiges mit Eisenhämatoxylin sich stark färbendes Gebilde, das wohl in die gleiche Kategorie zu rechnen ist (4, N. et Rev., S. XVI, Textfig. 11). Ganz neuerdings hatte Kuczynski bei Gelegenheit seiner Trichomonadenuntersuchungen dem Parabasalapparat besondere Aufmerksamkeit geschenkt (54). Er findet denselben in typischer schlauchförmiger Ausbildung bei *Trichomonas caviae* und *Tr. augusta*, vermißt den Apparat aber bei *Tr. muris*. Bemerkenswert ist, daß Kuczynski nur bei wenigen Meerschweinchen *Tr. caviae* mit Parabasalapparat nachweisen konnte; war aber einmal der Apparat vorhanden — besser vielleicht zu sagen darstellbar —, so zeichnete dieses positive Merkmal sämtliche Trichomonaden im gleichen Darm aus. Alexeieff verwendet jetzt das Vorhandensein bzw. Fehlen des Parabasalapparats als systematisches Merkmal bei Untersuchung von *Trichomonas*-Arten, was freilich zur Zeit, namentlich in Anbetracht der eben mitgeteilten Erfahrungen mit Schwierigkeiten verknüpft sein dürfte; darüber übrigens noch weiter unten.



Textfig. 13.
Trichomonas batrachorum Perty (*Tr. augusta* Alex.?). Teilungszustand. Geißeln nicht sichtbar. Hermannsche Lösung, E.-H., Eosin. Vergr. 2400.

Als einen weiteren sicheren Fall des Vorkommens von Parabasalapparat nenne ich *Monocercomonas bufonis* Dobell nach Alexeieff (3, Fig. 4 und 5, S. 496—500). Dieser Autor beschreibt das fragliche Organell als »corps sidérophile«[1] nach seiner starken Färbbarkeit mit Eisen-Hämatoxylin. Die Gestalt des unverkennbaren Parabasal-

[1] Auch als »corps pseudochromidial«.

körpers scheint hier zu wechseln, was die Fig. 4*a*—*c* ALEXEIEFFS deutlich veranschaulichen (vgl. Textfig. 14*a*). ALEXEIEFF ist der Ansicht, daß knospenartige Ausbuchtungen an dem in Rede stehenden Körper sich abschnüren können und so Einschlüsse des Plasmas abgeben, welche in der Regel hinter dem »corps sidérophile« zu finden sind. Bezüglich der Bedeutung dieses Körpers sagt ALEXEIEFF, derselbe »joue un rôle incontestable dans le métabolisme nutritif du Flagellé«. Der eben angeführte Fall ist übrigens bezeichnend für die Schwierigkeit des Nachweises vom Parabasalapparat. DOBELL hatte denselben in seiner mit neuen Methoden ausgeführten Arbeit übersehen, er bildet aber, wie es scheint, an dessen Stelle eine große Vacuole ab (23, Taf. III, Fig. 50).

Der Anführung der obigen Fälle, welche ich alle mehr oder weniger verbürgen kann, wären noch andre beizufügen, die einer weiteren Nach-

a *b*

Textfig. 14*a* und *b*.
Monocercomonas bufonis Dobell. Nach ALEXEIEFF. Vergr. 2250.

prüfung bedürfen. Zunächst habe ich auf freilebende Bodonaceen aufmerksam zu machen. PROWAZEK beschreibt bei *Bodo* sp. die Insertion der Geißeln wie folgt: »Beide Geißeln entspringen von einer gemeinsamen basalkornartigen (*Diplosoma*?) Verdichtung, die terminal einem anscheinend strukturlosen homogenen, phiolenartigen Gebilde ansitzt«. »Dieses eigentümliche Geißelsäckchen scheint sich frühzeitig vor der Kernteilung selbst rasch zu teilen« (70, S. 199). HARTMANN und CHAGAS (42) erblickten später in dem Geißelsäckchen einen zweiten Kern, den Kinetonucleus (im Anschluß an MINCHIN und WOODCOCK); derartige zweikernige Flagellaten erhoben sie zur Gattung *Prowazekia*,

die aber nach ALEXEIEFF dennoch *Bodo* zu heißen hat. Bei dem gegenwärtigen Stand unsrer Kenntnisse habe ich keinen Grund, die Richtigkeit der Angaben von HARTMANN und CHAGAS bezüglich der Kernnatur des »Kinetonucleus« direkt anzuzweifeln; doch möchte ich immerhin auf die Möglichkeit einer andern Deutung hinweisen. Von den von v. PROWAZEK angedeuteten »homogenen« Struktur dieses Gebildes ist nicht mehr die Rede, obschon fast alle Bilder dieser Autoren eine solche zu belegen scheinen. Über den Verlauf der Teilung des »Geißelkernes« konnten HARTMANN und CHAGAS nur wenig mitteilen, da die Teilung »sich offenbar sehr rasch vollzieht«. Eine Spindel des Geißelkernes mit Äquatorialplatte ist »nur einmal« beobachtet worden (42, S. 89—96, Taf. VIII, Fig. 62—82). Eine Nachforschung ist in diesem Fall erwünscht und das Gleiche bezieht sich auf *Bodo*-Arten der Infusionen, wie *B. edax*, *B. saltans*, *B. minimus* (vgl. hiezu ALEXEIEFF, 3, S. 506—510).



Textfig. 15.
Bodo lacertae Grassi. Nach E. H. WHITMORE.

Sicherer begründete Vermutungen, was die frei lebenden *Bodo*-Arten anbetrifft, glaube ich bezüglich der parasitischen Arten aussprechen zu dürfen. Neben den »typischen« Formen von *Bodo lacertae* Grassi beschreibt v. PROWAZEK ziemlich häufig vorkommende Formen, die sich durch den Besitz eines besonderen Körpers hinter dem Plasmahof des Kernes auszeichnen (71). Es ist ein »grünlich schimmernder, anscheinend fester Körper«, »der auf den Präparaten zumeist von einer Art von Vacuole umgeben ist. An etwas gepreßten Objekten kann man auch den alveolären Aufbau dieses rätselhaften Gebildes nachweisen. Mit den gebräuchlichen Kernfarbstoffen, wie GRENACHERS Hämatoxylin, Picrocarmin und Boraxcarmin färbt sich die Substanz des kernartigen Körpers sehr schlecht, nur mit Eisen-Hämatoxylin kann man ihn gut zur Darstellung bringen und seine oft bizarre Gestalt genauer studieren. Diese letztere ist ungemein mannigfach; so findet man wurst-, sichel-, bandförmige Formen, die wiederum geweihartig verzweigt sein können oder zu zwei, seltener mehreren, länglichen oder ovalen Körpern fragmentieren. Neben den oben genannten Färbungen wurden auch andre Tinktionen, jedoch mit gleich negativen Resultaten versucht, auch waren die Erfolge selbst nicht völlig eindeutig. Mit der

Giemsaschen Färbung erhielt ich die widersprechendsten Bilder . . « (71, S. 21—22, Taf. III, Fig. 58—62, 67). Bekanntlich hatte v. Prowazek die mit dem rätselhaften Körper ausgestatteten Individuen einer besonderen »gametoiden oder Geschlechtsgeneration« zugerechnet und das fragliche Gebilde selbst als ein Chromidium bezeichnet, »das aber von den Chromidien der übrigen Protozoen insofern abweicht, als es sich nur mit Eisen-Hämatoxylin färbt und vielleicht aus einer ‚plastinartigen' Substanz bestehen dürfte« (S. 22—25). Dobell hatte in der Folge *Bodo lacertae* mit Hämatoxylin und Eosin behandelt und findet einen scharfen Kontrast zwischen dem violett gefärbten Nucleus und dem leuchtend roten unregelmäßig gestalteten »Chromidium« (24). An der Chromidialnatur dieses Gebildes zweifelt Dobell und betrachtet es als Reservematerial (S. 291, Textfig. 8). Whitmore hatte bei Gelegenheit seiner Untersuchung über *Prowazekia* auch *Bodo lacertae* einer Reihe von färberischen Reaktionen unterzogen (78). Das »Chromidium« bezeichnet er als »Nebenkörper« (Textfig. 15). »Bei *Bodo lacertae* ist somit der Nebenkörper keine metachromatische Substanz. Wenn er auch nicht aus Glykogen besteht, so ist er doch wahrscheinlich aus einer glykogenähnlichen Substanz zusammengesetzt. Zweifellos stellt er eine vom Kerne von *Bodo* und dem Kinetonucleus von *Prowazekia* ganz verschiedene Substanz dar« (Textfig. *A* und S. 373). Ich neige entschieden dazu, die hier besprochene Bildung von *Bodo lacertae* als Parabasalapparat aufzufassen (vgl. weiter unten über die Teilung desselben).

a *b*

Textfig. 16 *a* und *b*.
Cryptobia Dahli Möbius (= *Trypanoplasma intestinalis* Lèger). Nach Alexeieff. Vergr. 2250.

Erwähnt seien hier im gleichen Sinne die zwei »Chromidien«, welche nach v. Prowazek den Kern einer marinen *Bicosoeca* begleiten. »Über dem Kern von *Bicosoeca* findet man konstant jederseits zwei mehr oder weniger dunkle, wurstartige, immer mit einem Gerüst versehene Körper, die schwimmgürtelartig den Kern umfassen und sich vor ihm selbständig teilen« (70, S. 203, Taf. V, Fig. 17—23). Nach neueren Bemerkungen von G. Senn sind die Bicosoecaceen mit den Bodonaceen nicht näher verwandt. Sollten sich die Vermutungen bezüglich der

Deutung von »Chromidien« bei *Bicosoeca* bestätigen, so wäre die Verbreitung des Parabasalapparats bei einer weiteren Familie festgestellt.

Ferner mache ich auf *Trypanoplasma intestinalis* (*Cryptobia Dahli*) Léger aus *Box boops* aufmerksam (Textfig. 16*a*, *b*). ALEXEIEFF hatte sich in mehreren Publikationen mit diesen Parasiten beschäftigt. Dieser Autor bestreitet die Blepharoblastnatur des stark färbbaren Körpers in der Nähe der Geißelinsertion (= Kinetonucleus von MINCHIN). Der Körper teile sich so, »comme se diviserait une vacuole chargée de matières de réserve«. Die von ALEXEIEFF gegebenen Abbildungen, von denen eine ich hier reproduziere, rufen im Teilungszustand die größte Ähnlichkeit mit dem Verhalten des Parabasalkörpers bei *Devescovina* z. B. hervor (8, Fig. 4, 5, S. 351, 352). Den Namen Blepharoblaste verdienen nach ALEXEIEFF lediglich die Basalkörper der Geißeln, nicht der in Rede stehende Körper; diesem dürfte der Charakter von aufgespeichertem Material für die Geißelarbeit zukommen. Ich glaube somit die Beobachtungen und Deutungen ALEXEIEFFS an *Trypanoplasma* im Sinne einer Existenz des Parabasalapparats verwerten zu dürfen. Freilich betont ALEXEIEFF, daß der vermeintliche Blepharoblast keine Beziehungen zu den Flagellen habe, »ni directement, ni par l'intermédiaire de rhizoplastes«; doch ist mir aus eigener Erfahrung bekannt, wie schwer unter Umständen der Nachweis eines Parabasalfadens ist. Auch scheinen mir die neuen Beobachtungen MARTINS an Trypanoplasmen (*Tr. congri* bzw. *Tr. cyprini*), wo der »Kinetonucleus« gelegentlich in ausgesprochen schlauchförmiger Gestalt auftritt, für diese Deutung zu sprechen. Ich verweise ferner auf die Teilungsfigur, welche auch der letztgenannte Autor von *Heteromita dahli* gibt (60, Textfig. 2, S. 183). Die Anordnung der beiden aus der Teilung entstandenen »Kinetonuclei« entspricht durchaus dem Verhalten des Parabasalkörpers im analogen Stadium bei einem kleinen, von mir als Form II bezeichneten Flagellat aus *Calotermes castaneus* (Honolulu) [vgl. Taf. XVIII, Fig. 73].

Nach der obigen Darstellung dürfte es als wahrscheinlich gelten, daß der Parabasalapparat in stärkerer oder schwächerer Entwicklung bei vielen Flagellaten nachgewiesen werden wird. Nach seinen Erfahrungen an Trichomonaden kommt KUCZYNSKI zu der Schlußfolgerung, daß der Parabasalapparat » nur eine vorübergehende, vielleicht periodische Bildung darstellt« (54, S. 176). Soweit meine eigenen Untersuchungen auf Trichomonaden der Kröte sich erstrecken, muß ich gleichfalls die Schwierigkeit und Seltenheit des Nachweises dieses in Rede stehenden Gebildes betonen. Wenn KUCZYNSKI bedauert, daß die Autoren die prozentuale Häufigkeit des Organs nicht jeweilen beson-

ders hervorgehoben haben, so daß man keinen Schluß auf die Ubiquität und damit auch Bedeutung des Organs machen kann, so muß ich dem entgegenhalten, daß bei den Parasiten von Termiten, welche ja die Grundlage für die Kenntnis des Parabasalapparats abgegeben haben, dieser Apparat unter den überhaupt in Betracht kommenden Formen stets vorhanden und stets nachweisbar ist; einzig bei *Calonympha* hat man mit Schwierigkeiten rein technischen Charakters zu tun[1]. Mit dem Begriff des Parabasalapparats ist somit in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle der Begriff von dessen Ubiquität untrennbar verbunden. Wo das nicht der Fall ist, oder vielleicht zu sein scheint — ich möchte auf die Möglichkeit etwa eines Einflusses wechselnder Reaktion des Darminhalts auf den Nachweis des Apparats aufmerksam machen — da haben noch weitere Untersuchungen anzuknüpfen. Leider bin ich selbst zur Zeit nicht in der Lage, meine Studien in dieser Richtung auszudehnen.

Bezüglich der Homologie des Parabasalapparats bedarf es noch einer Auseinandersetzung aus Anlaß einer kritischen Bemerkung von Kuczynski. Derselbe bestreitet, daß das bei *Joenia* unter dem Namen Collare von Grassi beschriebene Organell, sowie das von mir bei *Lophomonas blattarum* unter dem gleichen Namen beschriebene Gebilde, Homologa des Parabasalapparats sind. Dieser Autor beruft sich auf eine von mir selbst bei *L. blattarum* gemachte Beobachtung, wonach in »sehr seltenen Fällen« ein aus einigen wenigen wurstartigen Streifen bestehendes Gebilde dem Achsenstab in einer ihn senkrecht kreuzenden Richtung, an der Stelle, wo er sich zum Kelch zu erweitern beginnt, dicht anliegt. Dieses selten nachweisbare Gebilde allein möchte Kuczynski als Parabasalapparat gelten lassen, das Collare wäre ein Organell für sich. Ich habe zwar selbst auf eine gewisse Ähnlichkeit der eben besprochenen Strukturen von *Lophomonas* mit dem Spiralschlauch von *Devescovina* hingewiesen. Diesem Satz ließ ich aber einen andern folgen: »Doch kann etwas Bestimmtes erst auf Grund erneuter vergleichender Untersuchungen, unter Hinzuziehung verwandter Formen ausgesagt werden, worauf ich bei einer andern Gelegenheit zurückzukommen hoffe«. An der Homologie des Collare von *Joenia* und *Lophomonas* mit dem Parabasalapparat zweifle ich jetzt in keiner Weise. Die genannten streifenförmigen Gebilde von *Lophomonas blattarum* homologisiere ich hingegen mit der sogenannten »Zona chromidiale« von *Joenia*, einem Bestandteil der Flagellatenzelle, dessen Natur noch

[1] *Microrhopalodina enflata* ist mir in dieser Beziehung nicht aus eigner Anschauung bekannt.

durchaus dunkel ist, der aber wohl sicher kein »Chromidium« darstellt, wie seine erste Benennung es involvieren würde. Nach neueren Untersuchungen GRASSIS ließe sich die »Zona chromidiale« mit einem phagocytären Organ vergleichen: in ihr werden die von der Flagellatenzelle bewältigten Bakterien angesammelt, in ihr findet die endgültige Aufspeicherung von Carminkörnchen bei Fütterung der Termiten mit diesem Farbstoff statt. Die »Zona chromidiale« ist kein absolut konstantes Organell: von GRASSI wurde dieselbe »spesse volte«, aber nicht immer angetroffen. Somit bleibt die von mir seit 1911 vertretene Homologie des Parabasalapparats zu Recht bestehen, sie gründet sich auf die Konstanz und färberische Reactionen des betreffenden Organells bei *Joenia* und *Lophomonas*; der Terminus »Collare« wird zugunsten von »Parabasalapparat« eingezogen.

Unsicher sind zur Zeit die hier in Betracht kommenden Verhältnisse bei der Gattung *Trichonympha*. Neuerdings vertritt GRASSI die Ansicht, daß das sogenannte Körbchen (»cestello«), welches aus radial gestellten, gekrümmten länglichen Stäbchen gebildet wird und eine Scheidung zwischen zwei Plasmasorten von *Trichonympha* bedingt, ein Homologon des Achsenstabes und Parabasalapparats (»Collare«) zugleich darstellt[1].

Das Verhalten des Parabasalapparats während der Teilung der Flagellatenzelle ist ein recht mannigfaches. Bei *Joenia* scheinen nach GRASSI wechselnde Verhältnisse vorzuliegen. Gelegentlich wird beobachtet, daß die blättchenförmigen Parabasalia des Muttertieres sich vom Apparat loslösen, sich in kleine Kugeln umwandeln und schließlich einer Resorption anheimfallen; in diesem Fall wäre eine Neubildung dieser Bestandteile in den Tochtertieren zu erwarten (der Parabasalfaden und »regolo« scheinen nicht zugrunde zu gehen). Neben diesem Verhalten wurde der Übergang des Parabasalapparats in ein Tochtertier und Neubildung desselben in dem andern beobachtet (37, S. 736). Bei *Lophomonas blattarum* geht der Parabasalapparat des Muttertieres im Teilungsprozeß nach meinen Beobachtungen allmählich zugrunde und wird im nächsten Connex mit den zwei Tochterkernen bzw. den sich eben bildenden Kelchen in der Zweizahl neu hervorgebracht. Durch eine einfache Querteilung werden die Parabasalkörper verdoppelt bei *Devescovina* und *Parajoenia*; bei *Devescovina* geht der Teilung eine Entrollung der Spiraltouren voraus, während bei *Parajoenia* die Teilung

[1] Daß KUCZYNSKI die Deutung des körbchenartigen Systems von Stäbchen als Collare auf HARTMANN zurückführen zu müssen glaubt, ist irrtümlich (54, S. 178).

ohne eine Lageveränderung der beiden im Ruhezustand vorhandenen Parabasalkörper erfolgt. Statt einer Querspaltung finden wir eine Längsspaltung, die vielfach schon frühzeitig im Ruhezustand anhebt, bei der Gattung *Foaina*. Eine weitere Modifikation stellt *Stephanonympha* dar, wo an dem einen Pol der Kernspindel der Parabasalkörper anscheinend unverändert bleibt, während er an dem andern Pol als ein winziges, schwer nachweisbares Gebilde neu entsteht. Auf die Teilung des Apparats in den wenigen, von mir nicht näher bestimmten, als Form II bezeichneten Flagellaten sei hiermit verwiesen.

Alexeieff verdanken wir Angaben über die Teilung des Parabasalapparats (= seines »corps sidérophile«) bei *Monocercomonas bufonis*. Der Parabasalkörper, dessen Beziehungen zu den Basalkörnern hier keine deutlichen zu sein scheinen, wird gleichzeitig mit dem Kern einfach biskuitförmig durchgeschnürt (Textfig. 14 *b*). Bei der Gattung *Trichomonas* scheinen ähnliche Zustände zu bestehen, wie bei *Stephanonympha*: ich habe selbst bei *Tr. batrachorum* im Zusammenhang mit dem einen Pol der Spindel den alten Parabasalkörper beobachtet, während am andern Pol, wie es scheint, noch kein Parabasale ausgebildet war (Textfig. 13); von einem gleichen Verhalten berichtet Kuczynski für seine Trichomonaden, allerdings läßt seine Fig. 32, Taf. XII (bei freilich schon weit fortgeschrittenen Kernen) kaum einen Unterschied in den beiden Parabasalia erkennen. Auf die Teilung des vermutlichen Parabasalapparats bei *Cryptobia dahli* wurde schon oben hingewiesen.

In den näheren Sinn des verschiedenen Verhaltens des Parabasalapparats bei der Teilung Einsicht zu erlangen, ist natürlich zurzeit kaum möglich. Immerhin möchte ich an der Hand der gegensätzlichen Vorgänge bei *Lophomonas* und *Devescovina* zeigen, wie das Schicksal des Parabasalapparats während der Teilung mit der Art und Weise der Flagellenverteilung bzw. Neubildung im Zusammenhang steht. Bei *Lophomonas blattarum* bleibt der alte Flagellenschopf während des Teilungsprozesses zunächst unverändert erhalten, eine Zeitlang sogar schlägt er mit den zwei neu gebildeten Flagellenschöpfen zusammen, wodurch das Tierchen hin und her gezerrt wird, bis er schließlich überflüssig wird und zugrunde geht: der Parabasalapparat teilt nun das Schicksal des alten Flagellenschopfes. Bei *Devescovina* hingegen werden die neuen Geißeln nach dem Trichomonadentypus verteilt und die fehlenden nachträglich ergänzt; es findet sich hier somit keine stufenweise, zu einem Teil wenigstens, Entwicklung des neuen Geißelbestandes unter temporärer Erhaltung des alten, vielmehr muß der Geißelapparat stets aktiv bleiben und dem entspricht ohne Zweifel die Kontinuität

des Parabasalapparats, d. h. dessen Vermehrung durch Teilung. Doch liegen die Verhältnisse in andern Fällen weniger übersichtlich.

Alles in allem zeigen die oben zusammengestellten Angaben über den Parabasalapparat während der Teilungsphase, daß bedeutende Variationen im speziellen Verhalten dieses Apparats vorliegen. Diese Beobachtungen können vielleicht verwertet werden, um eine gewisse Labilität des Parabasalapparats im Vergleich mit andern Zellorganellen, wie Kern, Blepharoblast, Achsenstab, darzutun: diese letztgenannten Gebilde scheinen sich im großen und ganzen konservativer im Teilungsprozeß zu erweisen, darum wird auch mehr Übereinstimmung in ihrem Verhalten bei verschiedenen Gattungen angetroffen.

Diese Labilität des Parabasalapparats — in phylogenetischem Sinne aufgefaßt — äußert sich auch darin, daß bei nahe verwandten Formen der Apparat sehr verschieden ausgebildet sein kann. Ich erinnere an *Lophomonas blattarum* und *L. striata*, wo bei der erstgenannten Species das in Rede stehende Gebilde die bekannte Struktur und Anordnung aufweist, bei *L. striata* hingegen in dieser Form überhaupt nicht zu finden ist. Ich habe in meiner *Lophomonas*-Arbeit die Vermutung ausgesprochen, ob nicht das besonders geartete Plasma, welches den langgestreckten Kelch in diesem Fall ausfüllt und den Kern umgibt, ein Homologon des Parabasalapparats wäre. Diese letztgenannte Form mag übrigens vor Augen führen, daß der Nachweis eines Parabasalapparats keineswegs immer leicht ist: hier wäre auch, wie schon gesagt, die Gattung *Calonympha* zu nennen, wo bei gewisser Färbungsart der schwach entwickelte Apparat der Beobachtung überhaupt sich entziehen kann, alles Verhältnisse, welche die oben ausgesprochene Vermutung, der Parabasalapparat werde in der Folge bei mehreren Flagellatengattungen nachgewiesen, nur zu bekräftigen geeignet sind. Daß der Apparat ein labiles Organell ist, läßt sich, wie es scheint, in manchen Fällen auch morphologisch innerhalb ein und derselben Species feststellen; ich erinnere an die verschiedenen Formen, welche der Parabasalkörper bei *Monocercomonas bufonis* annehmen kann. Zum Teil dürfte aber dieser Mangel an fest ausgeprägter Gestalt mit der Funktion des Parabasalapparats in Zusammenhang stehen.

Bezüglich dieser Bedeutung nun des Parabasalapparats für das Leben der Flagellatenzelle läßt sich zwar direkt aus der Beobachtung eine unzweideutige Antwort nicht entnehmen. Auf Grund eines Vergleichs von Formen mit oder ohne Apparat Schlußfolgerungen zu ziehen, ist nicht immer angängig, weil eben nur wenige Formen in bezug auf dieses Organell genügend untersucht worden sind. Auf die positiv

bekannten Fälle mich beschränkend möchte ich besonders auf zwei Momente hinweisen, welche nach eigener Kenntnis zahlreicher parasitischer Formen konstant wiederzukehren scheinen, und zwar 1. die Zusammensetzung der Parabasalkörper aus dichtem, homogenen Plasma, welches in den meisten Fällen von dem übrigen Körperplasma als Ganzes genommen auffallend absticht, aber doch nicht scharf membranös umgrenzt ist, 2. die Beziehung der Parabasalkörper zu den Blepharoblasten bzw. Basalkörperchen, sei es durch Parabasalfäden oder besondere Membranen vermittelt, sei es in benachbarter Lage ausgedrückt. Diese zwei Faktoren veranlassen mich, im Parabasalapparat vermutungsweise ein Depositum von im Stoffwechsel der parasitischen Flagellaten ausgearbeiteten, spannkraftreichen Substanzen zu sehen, welche stetig einerseits für die Arbeit der Geißeln verbraucht, anderseits neu aus dem Plasma angelagert werden.

In den Cysten von *Lophomonas blattarum* läßt sich der Parabasalapparat nicht nachweisen; vielleicht ist diese Beobachtung als Stütze für die eben ausgesprochene Deutung verwendbar. In den Cysten von *Monocercomonas bufonis* bleibt freilich das als Parabasalkörper von mir bezeichnete Gebilde (»Pseudochromidium«) neben dem Kern erhalten (vgl. Alexeieff, 3, Fig. c—e, S. 499), was möglicherweise auf eine andre Bestimmung dieser Cysten hindeutet. Nach obigen Voraussetzungen wäre ferner verständlich, daß bei *Lophomonas blattarum* während des Teilungsprozesses der Parabasalapparat des Muttertieres so lange erhalten bleibt, als der alte Flagellenschopf in Tätigkeit ist, mit dem Schwund dieses letzteren aber der Resorption unterliegt. Mit der hier vertretenen Auffassung ließe sich auch in Einklang bringen, daß gerade die von Partikelchen des morschen Holzes sich ernährenden Parasiten der Termiten den Parabasalapparat oft in überaus starkem Maße entwickelt aufweisen; das Holz dürfte eben an direkt assimilablen Stoffen, im Vergleich etwa mit Blutserum, nicht übermäßig reich sein. Doch lassen sich im einzelnen derartige Parallelen — wenn man etwa die Trichomonaden oder *Monocercomonas bufonis* ins Auge faßt — kaum streng durchführen, und eine Erweiterung unsrer Kenntnisse auf diesem Gebiete ist abzuwarten. Oben ist davon die Rede gewesen, daß der sogenannte Kinetonucleus von *Trypanoplasma*, speziell von *Tr.* (*Cryptobia*) *intestinalis* möglicherweise einen Parabasalapparat darstellt. Von Bedeutung ist nun für mich die Vermutung, welche Alexeieff über die Funktion dieses Gebildes ausgesprochen hatte, und zwar einige Monate vor meiner Mitteilung über den Parabasalapparat (bei deren Abfassung mir die Alexeieffsche Publikation

entgangen war): »Quelle est alors la vraie nature de ce corps s'il est dépossedé des fonctions qu'on lui attribue? Sa situation constante au voisinage des flagelles fait rejeter la supposition qu'il s'agit içi d'une substance de réserve banale. Ce corps représente probablement du matérial emmagasiné pour le fonctionnement des flagelles qui pourvoit à la dépense d'énergie liée à ce fonctionnement. Pour le moment il faut se contenter de cette formule un peu vague. De plus, le prétendu blépharoplaste parait pouvoir se désagréger en partie et constituer ainsi des grains sidérophiles qui eux jouent peut-être un rôle dans les échanges nutritifs du Trypanoplasme« (4, S. XV, XVI). Bei *Monocercomonas bufonis* vertritt ALEXEIEFF, wie schon oben gesagt, die Ansicht, daß der Parabasalkörper durch Knospung charakteristische Inhaltsgebilde des Plasmas entstehen lasse (3, S. 497); spielt sich nicht vielleicht der Vorgang etwa gerade im umgekehrten Sinne ab? Immerhin deutet die ALEXEIEFFsche Beobachtung auf innige Beziehungen zwischen Körperplasma und Parabasalkörper hin.

Einen gewissen Ausblick versprechen vielleicht Formen wie *Oxymonas*, welcher kein Parabasalapparat zukommt, oder *Microrhopalodina enflata*, wo ein solcher nach GRASSI entweder sehr schwer oder gar nicht nachweisbar ist und deren Plasma in beiden Fällen durch den Besitz von besonderen kugelförmigen Inhaltsgebilden ausgezeichnet ist. Speziell bei *Oxymonas* habe ich die Überzeugung gewonnen, daß die charakteristischen Kügelchen, welche namentlich an bestimmten Stellen des Körpers sich ansammeln, aus Holzpartikelchen durch einen Umwandlungsprozeß ihren Ursprung nehmen. Sollte hier nicht vielleicht eine Zwischenstufe in der Entwicklung des Parabasalapparats vorliegen, eine Zwischenstufe, auf welcher wohl die aus dem Stoffwechsel ausgearbeiteten Materialien bereits vorhanden gewesen wären, ihre Magazinierung aber in einem bestimmt gestalteten Organell der Zelle noch nicht stattgefunden hätte? Bei der regressiven Metamorphose des Parabasalapparats bei *Joenia* während der Teilung hatte übrigens GRASSI eine Umwandlung der blättchenförmigen Parabasalia in kleine Kugeln, die nach und nach resorbiert werden, beobachtet. — Sollte die oben ausgesprochene Vermutung, wonach das Geißelsäckchen bzw. Kinetonucleus der freilebenden *Bodo*-Species einem Parabasalapparat entspricht, sich bestätigen, so würde der Apparat über die parasitischen Formen hinaus, bei welchen er ja in erster Linie beobachtet worden ist, an Geltung gewinnen. Auch in dieser Beziehung sind weitere Untersuchungen nötig. Es sei hier anhangsweise bemerkt, daß der Parabasalapparat mit dem Vorhandensein des Achsenstabes durchaus nicht Hand in Hand zu ge-

hen braucht: *Monocercomonas bufonis* Dobell, *Heteromita* (*Prowazekella*) *lacertae* Grassi und *Bodo*-Arten sind Belege für diesen Satz, allerdings unter Voraussetzung der Richtigkeit früher ausgesprochener Vermutungen. In den allermeisten bekannten Fällen freilich werden gleichzeitig mit dem Parabasalapparat Achsialstrukturen in den Flagellatenzellen angetroffen.

Daß ganz allgemein für die dauernde Arbeit von schwingenden Organellen bestimmte stoffzuführende Gebilde in der Zelle in Anspruch genommen werden können, mag durch den Hinweis auf die von M. Heidenhain den sogenannten Wimperwurzeln zugeschriebene Funktion belegt werden. Bei Besprechung der Flimmerzellen sagt dieser Autor u. a.: »Für sehr wahrscheinlich halte ich ferner, daß die Fadenapparate mit der Ernährung der Cilien etwas zu schaffen haben; denn es ist in Rechnung zu ziehen, daß innerhalb der Cilien fortdauernd chemische Spannkräfte in kinetische Energie umgesetzt werden; es muß also die beständige Zuleitung eines Materials statthaben, welches als Kraftquelle dient und innerhalb der Cilien verbrannt wird. Daher kann man sich sehr wohl vorstellen, daß die Wimperwurzeln die nötigen Stoffe aus dem Zellenkörper aufsammeln und den Cilien zuleiten. Wie dies geschieht, darüber kann man sich freilich nur schwer eine Vorstellung machen; es ist eben dabei zu beachten, daß über die Form und direkte Ursache des Stofftransportes innerhalb der Zellen (bei Secretion, Resorption usw.) überhaupt nichts Sicheres bekannt ist (44, S. 987).

Es soll hier noch der Deutung gedacht werden, welche dem in Rede stehenden Apparat der Flagellatenzelle durch Grassi, seinem Entdecker (»Collare«), neuerdings zuteil wird. Grassi geht vor allem von sehr komplizierten Strukturen aus, welche der Vorderkörper von *Joenia* im Zusammenhang mit dem Kern bzw. dem Insertionsfeld der Flagellen aufweist, Strukturen, die hier nicht im einzelnen geschildert werden können und lediglich genannt sein mögen: »il batacchio« (welcher von Grassi mit einem Blepharoblasten verglichen wird, wie ich denke durchaus mit Recht), »regolo« (= Parabasalfaden meiner Bezeichnungsweise), »collare« (= Parabasalkörper), »sospensorio«, »nastrino adesse«, »la lamina«; zudem kommen die Achsialstrukturen: »la guaina« und »il bastoncello assile«. Grassi ist nun der Ansicht, daß entweder die vier zuerst genannten Organellen oder vielleicht sämtliche der aufgezählten Organellen von *Joenia* als eine Einheit, nämlich als ein zusammengesetzter Blepharoblast aufzufassen sind (»sinblepharoplasto«). Diese Ansicht wird durch die Tatsache gestützt, daß die Gesamtheit der genannten Organellen in der Entwicklung nach Grassis

Untersuchungen ab initio mit dem »batachio« (= dem Blepharoblasten) verbunden sind: »cosi è naturale di supporre che essi siansi differenziati direttamente dal batacchio e in continuazione con questo« (37, S. 734). Zu einer Einheit treten die genannten Gebilde gewiß zusammen und das mit Rücksicht auf die hoch spezialisierte Bewegungsfähigkeit, welche ein Konvergieren sämtlicher Organellen gewissermaßen nach einem einzigen Ziele mit sich bringt. Ich glaube aber, daß es heterogene Bestandteile der Flagellatenzelle sind, welche sich da aneinanderschließen, und daß die Deutung derselben als eines Symblepharoblasten die Grenzen dessen, was wir sonst Blepharoblast zu nennen gewohnt sind, weit überschreitet. Speziell was den Parabasalapparat anbetrifft, vertrete ich die Auffassung, daß es sich phylogenetisch um ein selbständig aus dem Plasma herausdifferenziertes Organell handelt, das sekundär erst eine Verbindung mit dem Blepharoblasten erlangt. In den Karyomastigonten von *Calonympha* scheint eine solche direkte Verbindung mit dem Blepharoblasten nur sehr lockerer Natur zu sein. Von einem genaueren Studium von Formen wie *Oxymonas* erwarte ich Aufklärung über die hier sich bietenden Fragen.

Manche Beschaffenheit des Parabasalkörpers und im besonderen dessen spiralige Anordnung um den Achsenstab von *Devescovina* läßt vielleicht die Vermutung auftauchen, ob hier nicht Gebilde vorliegen, welche mit den Mitochondrien in die gleiche Kategorie einzureihen wären. In der Tat bietet u. a. die Entwicklung der mitochondrialen Spiralhülle um den Achsenfaden mancher Spermatozoen (Benda, Meves) Berührungspunkte mit den hier studierten Organellen. Dennoch ist es heute noch verfrüht, sich in einem bestimmten Sinne bezüglich der aufgeworfenen Frage auszusprechen. Einmal sind unsre Kenntnisse von den Mitochondrien bei Protozoen ganz außerordentlich lückenhaft (vgl. »les sphéroblastes« von Fauré-Fremiet), so daß mir kein Vergleichsmaterial aus der Protozoenliteratur vorliegt. Ferner scheint die Entwicklung der Mitochondrien bei Metazoen einen ganz andern Gang zu nehmen: ich verweise auf die Körnchenform der Mitochondrien, auf das Zusammentreten von Körnchen zu bestimmt gestalteten Fäden und das eigentümliche Verhalten dieser Fäden während der Kernteilung — alles Vorgänge, welche kaum unmittelbare Parallele beim Parabasalapparat der Flagellaten finden. Es sollen freilich auch übereinstimmende Züge nicht verschwiegen werden, so die massige, einheitliche Gestalt des Mitochondrienkörpers in den Spermien bzw. Spermatiden von *Pygaera bucephala* nach Meves (63, Fig. 68, 69, Taf. XXVII), so der allgemeine Charakter der Mitochondrien in

den Spermatocyten desselben Objektes (Fig. 54, Taf. XXVII) nach dem gleichen Autor, welch letztere Gebilde eine gewisse Ähnlichkeit mit den früher besprochenen Granula im Plasma von *Oxymonas* aufweisen. Doch ist wiederum bei diesem Flagellat eine Beziehung der Granula zum typischen Parabasalapparat der übrigen Flagellaten noch durchaus problematisch. Ich neige zu der Annahme, daß die besprochene Ähnlichkeit lediglich auf Konvergenz beruht, obschon freilich Lebensweise und Bestimmung (namentlich Ernährung) der hier in Betracht kommenden Zellen eine grundverschiedene ist; nichtsdestoweniger herrscht zwischen einem Spermatozoon und einer Flagellatenzelle eine gewisse schon oftmals herangezogene Analogie in der allgemeinen Struktur, und diese Analogie ist es, welche in bestimmten Fällen auch sekundären Organellen der Zelle eine ähnliche Entwicklungsrichtung vorschreiben mag.

4. Über Kernkonstitution und Kernteilung.

In bezug auf den Bau des Kernes zeigen die in vorliegender Arbeit beschriebenen Flagellaten ziemliche Mannigfaltigkeit, die sich zunächst schon in der äußeren Gestalt kundgibt. Eigentlich asymmetrisch, mit einem in den Achsenstab sich hineinsenkenden stumpfen Fortsatz versehen, ist der Kern von *Parajoenia*; längliche Kerne finden wir bei *Devescovina*, noch extremer ist die Längsstreckung bei *Stephanonympha*, während die nahe verwandte *Calonympha* regelmäßig runde bis schwach ovale Kerne aufweist; andre Gattungen zeigen wenig Eigentümliches. Eine Kernmembran ist stets vorhanden.

Was die innere Zusammensetzung anbetrifft sind verschiedene Typen konstatiert worden. Den Kern von *Parajoenia* zeichnet ein regelmäßig runder, von einem hellen Hof umgebener, in der Regel schwach färbbarer Binnenkörper aus, der centrale Lage einnimmt; der übrige Kernraum ist von feinen, dicht angeordneten, überall gleich großen Chromatinkörnchen gleichmäßig erfüllt. Viel weniger gleichmäßig ist das Chromatin in kleineren und gröberen Körnern an dem Kerngerüst von *Devescovina* verteilt; an der äußersten Peripherie des Kernes läßt sich in den meisten Fällen ein kleiner, stark chromatischer Binnenkörper wahrnehmen. Im Grunde denselben Bau, nur beeinflußt durch die meist regelmäßig runde Gestalt, zeigt der Kern von *Calonympha*; auch hier nimmt der Binnenkörper, oft von einem transparenten Hof umgeben, mit Vorliebe periphere Lage ein. Die Gattung *Stephanonympha* ist bemerkenswert durch den Dimorphismus der Kerne in ihren beiden Formen: während bei der Forma minor die Kerne ein außerordentlich

dichtes chromatisches Gefüge aufweisen, so daß eine nähere Struktur kaum zu entziffern ist, lassen die Kerne der Forma major central ein großes, intensiv färbbares Binnenkorn, peripher aber nur sehr spärliches Chromatin erkennen; im allgemeinen sind die Kerne bei dieser Form etwas größer als bei jener. Wie die Bedeutung der zwei *Stephanonympha*-Formen, so ist auch deren Kerndimorphismus noch eine offene Frage. Die Gattung *Oxymonas* ist charaktersisiert durch eigene Zusammensetzung ihres regelmäßig ovalen Kernes; typisch für dieses interessante Flagellat ist die Gegenwart eines schwach-chromatischen Binnenkörpers und stark färbbaren »Entosoms«, umgeben von einem gröbere Chromatinkörnchen führenden Außenkern. Leider ist die Natur dieses Entosoms nicht sicher festzustellen, namentlich weil Teilungsstadien, bei der Gattung *Oxymonas* nur höchst selten beobachtet werden und überhaupt schwer analysierbar sind.

In keinem Fall ist ein typisches Caryosom mit Centriol als Grundbestandteil des Kernes im Sinne HARTMANNS beobachtet worden, und zwar weder im Ruhe- noch im Teilungszustand. Diesem negativen Befund schreibe ich differentielle Bedeutung zu, weil ich im Gegensatz z. B. zu GLÄSER die Befunde HARTMANNS und seiner Schule, in den meisten Fällen wenigstens, anerkenne. Ich teile die Ansicht ALEXEIEFFS, der gleichfalls gegen den extrem negierenden Standpunkt sich wendet und schließt: »on connait quelques exemples indiscutables où les centrioles font leur apparition à l'intérieur du noyau au moment quand celui-ci-entre en division« (8 S. 360)[1].

In diesem Lichte nun erscheint es mir von Interesse, daß die einer lokomotorischen Komponente (HARTMANN) in Form von Centriolen in ihrem Innern entbehrenden Kerne nach einem besonderen Typus sich teilen, den ich vor einem Jahre zum Gegenstand einer vergleichenden Betrachtung gemacht und mit dem Namen »GRASSIscher Kernteilungstypus« zu belegen vorgeschlagen habe (48). Ich bin der Ansicht, daß in den in der vorliegenden Arbeit behandelten und in verwandten Fällen die lokomotorische Komponente zum mindesten während der Teilung außerhalb des Kernes, als extranucleäre Centralspindel mit Centriolen an ihren Polen, sich vorfindet und den Ablauf der Kernteilung in besonderer Weise beeinflußt.

[1] Ich habe selbst bei *Paramoeba chaetognathi* Centriolen im Kern während des Teilungszustands beschrieben und abgebildet (49, Taf. VIII, Fig. 20*b*). Indessen veranlassen mich weitere, im Gang befindliche Untersuchungen an der Gattung *Paramoeba*, diesen Befund nicht ohne weiteres mit in Vergleich zu ziehen.

Auf die Geschichte der Untersuchungen in dieser Richtung bin ich in meiner eben genannten Schrift näher eingegangen; ich wiederhole hier kurz, daß grundlegende Beobachtungen von Grassi und A. Foà an *Joenia annectens* aus dem Jahre 1904 herstammen, denen weitere von A. Foà an *Trichonympha* sich anschließen, daß Prowazek gleichzeitig an *Trichomastix lacertae* weniger klare Resultate erzielte, während Dobell 1909 den Vorgang an Trichomonaden der Frösche und Kröten genau studierte; es folgen sodann meine eigenen Untersuchungen an der Gattung *Lophomonas.* Aus der neuesten Zeit liegen Angaben von Jollos an *Trichomonas lacertae*, sowie die eben erschienenen Untersuchungen Kuczynskis an *Trichomonas caviae*, *Tr. muris* und *Tr. augusta* vor.

Das Wesentliche an dem Kernteilungsvorgang, den ich jetzt ins Auge fasse und dem ich im Laufe meiner Untersuchungen an parasitischen Flagellaten mehrfach begegnet bin, besteht darin, daß zur Zeit, wo der Kern sich zur Teilung anschickt, außerhalb desselben ein stäbchenartiges, aus Fibrillen zusammengesetztes Gebilde auftritt, die Centralspindel, an deren Polen in günstigen Fällen Centriolen nachweisbar sind und welches Gebilde früher oder später mit dem Kern tangential in Berührung tritt (*Lophomonas*), oder in eine Vertiefung des Kernes versenkt wird (*Joenia*, Cysten von *Lophomonas*, *Devescovina*). Bei Trichomonaden nimmt nach Dobell die Spindel durch Teilung des Blepharoblasten ihren Ursprung, welchen Vorgang ich weiter unten kritisch besprechen werde; der Blepharoblast wird von Dobell, entsprechend den Ideen von Hartmann und Prowazek mit den Centriolen homologisiert und die Spindel ist als eine Centrodesmose aufzufassen. Bei *Joenia* erscheint die Spindel zwischen den frühzeitig in Zweizahl vorhandenen Blepharoblasten (»batacchii«). Doch läßt es Grassi unentschieden, ob die Spindel eine Desmose des Blepharoblasten ist oder nicht: manchmal scheint die Spindel in einer andern Ebene als der, welche die Blepharoblasten beherbergt, aufzutreten (38, S. 731). Die Gattung *Devescovina*, welche, wie früher gesagt, systematisch an Trichomonaden sich anschließt, erlaubt uns, dieser Frage näher zu treten: nach meinen Beobachtungen teilt sich der große Blepharoblast in diesem Fall durchaus selbständig, seine Teilungsfigur findet sich in einer gewissen Entfernung von der Centralspindel, welche eigene Centriolen aufweist, kurz, Blepharoblastdesmose und Centralspindel sind zwei verschiedene Gebilde (Taf. XIII, Fig. 10, 11 und 7). Die gleiche Unabhängigkeit der Centralspindel vom Blepharoblasten habe ich auch für die Gattung *Parajoenia* konstatiert.

Es ist nun nicht leicht zu sagen, ob dieses in erster Linie für *Devescovina* mit voller Sicherheit festgestellte Verhalten allgemein für extranucleäre Spindeln gilt. Ich neige entschieden zu der Annahme, daß dies der Fall ist und daß lediglich ein räumliches Zusammenfallen von Blepharoblastdesmose und Centralspindel bei Objekten, welche weniger günstige Bedingungen für das Studium darbieten als *Devescovina*, das Auffinden des wirklichen Sachverhalts erschwert. Eine Stütze für diese Verallgemeinerung finde ich nach eigenen Beobachtungen bei *Lophomonas blattarum*, wo die jungen Basalkörperchenanlagen sich stets in nächster Nähe der Centriolen und hiermit auch der Spindelpole vorfinden; der I. Teil der vorliegenden »Untersuchungen« bietet Belege genug für dieses Verhalten (über verwandte Fälle dieser Art siehe w. u.). Offenbar ist also in der Flagellatenzelle die Tendenz vorhanden, die Basalorgane sowohl dort, wo sie neu für die Tochtertiere entstehen, als dort, wo sie auf dem Wege der Teilung verdoppelt werden, in der nächsten Nähe der Spindelpole anzubringen, was wohl in manchen Fällen (Trichomonaden, *Calonympha*, *Stephanonympha*) zu einer Deckung von Centriolen und Blepharoblasten führen dürfte. Auf die Schwierigkeit der diesbezüglichen Beobachtungen weist ganz neuerdings Kuczynski hin; an Trichomonaden hatte dieser Autor die Teilung des Basalkörpers (= Blepharoblast Dobells) sowie das Auftreten zwischen beiden Basalkörpern eines anfangs nur schwach färbbaren, schnell aber an Stärke und Tingierbarkeit zunehmenden Bandes, einer »Centrodesmose«, beobachtet. »Die feineren Vorgänge, die sich dabei im Basalkörper abspielen, entziehen sich bisher der mikroskopischen Analyse« (54, S. 179). Auch diese neuesten Beobachtungen lassen für die von mir ausgesprochene Vermutung Raum. Ich vertrete somit gegenwärtig, wenn auch nur unter hypothetischer Begründung, einen einheitlichen Standpunkt in der Bewertung der stabartigen Spindel, während ich in meiner zusammenfassenden Darstellung aus dem Jahre 1912 einfach die beobachteten Tatsachen registrierte und auf einen Versuch, zwischen den verschiedenen Fällen Übereinstimmung zu finden, verzichtete (48, S. 11, 12, 13).

Die extranucleäre Spindel stehe ich nicht an mit der innerhalb vieler Protozoenkerne auftretenden Centrodesmose zu homologisieren. Ich erinnere namentlich an die Befunde von Hartmann und Chagas an *Spongomonas uvella* (42), an einige Beobachtungen derselben Autoren bei *Amoeba hyalina*[1], an die zuverlässigen Bilder von Alexeieff

[1] Vgl. Hartmann und Chagas, Über die Kernteilung von *Amoeba hyalina* Dang. Mem. Inst. Osw. Cruz. T. II. 1910.

bezüglich von *Malpighiella* spec. (8) und ganz besonders an das vom gleichen Autor während der multiplen Teilung von *Trypanosoma lewisi* beobachtete Stadium, wo innerhalb des Kernes eine deutliche Centrodesmose mit Centriolen neben einer senkrecht dazu angeordneten Äquatorialplatte sich vorfindet (5, Fig. 1, 9, S. XXXI). Meiner Ansicht nach sind die Centralorgane des Kernes bzw. die lokomotorischen Komponenten Hartmanns in dem einen Fall innerhalb, in dem andern außerhalb des Kernes befindlich, was ja naturgemäß für den Verlauf der Kernteilung nicht gleichgültig ist und in dem letztgenannten Fall eben den hier näher betrachteten Kernteilungsmodus, den Grassischen Typus, bedingt. Ich sehe übrigens, daß Hartmann neuerdings die in Rede stehenden Vorgänge in gleichem Sinne berücksichtigt und als fünften Typ den von ihm unterschiedenen Kernteilungsarten bei Flagellaten angliedert (43, S. 1183).

Was den weiteren Verlauf der Kernteilung anbetrifft, so ist dieselbe charakterisiert durch das Wachstum der mehr oder weniger stabförmigen Centralspindel in die Länge und, wenigstens in den mir aus persönlicher Anschauung bekannten Fällen, durch das Erhaltenbleiben der Kernmembran auf sämtlichen Stadien. Nach Dobell freilich soll bei *Trichomastix batrachorum* die Kernmembran sich fühzeitig auflösen; nach Jollos kann dieselbe bei *Trichomonas*-Arten »erst auf einem relativ späten Stadium schwinden«. Eine vollkommene Übereinstimmung mit eigenen Beobachtungen erblicke ich in dem von Kuczynski an Trichomonaden erzielten und ausdrücklich hervorgehobenen Resultat, daß »der gesamte Vorgang der Kernteilung entgegen den Behauptungen der früheren Autoren sich ausnahmslos innerhalb der Kernmembran abspielt« (54, S. 184). Demnach bestehe ich auch heute, trotz der von Alexeieff inzwischen geäußerten Zweifel (8, S. 357), auf meiner im Jahre 1912 ausgesprochenen Meinung, daß das konservative Verhalten der Kernmembran für den in Rede stehenden Kernteilungstypus durchaus charakteristisch ist.

Stets sind zwischen dem Kern und der Spindel nähere Beziehungen vorhanden, die sich in der gegenseitigen Lage dokumentieren, was freilich im einzelnen Variationen darbietet: bei manchen Gattungen ist die Spindel, wie schon gesagt, in den Kern eingesenkt, was an das Verhalten bei *Noctiluca* erinnert (*Joenia*, *Devescovina*, Cysten von *Lophomonas blattarum*), in andren Fällen umspannt die Spindel den Kern bogenförmig (*Lophomonas*, *Trichonympha* [?]), schließlich kann der Kern eine lineare Kante ausbilden, mit welcher er sich der Spindel dicht anschmiegt (*Calonympha*, *Stephanonympha*). Durch die stab-

förmige Spindel gewissermaßen zusammengehalten wölbt sich der Kern mit seiner übrigen Peripherie gelegentlich auffallend vor.

Die Ausbildung der chromatischen Figur zeigt sich je nach den Gattungen recht verschieden, sind doch die hier in Betracht kommenden Kerne auch im Ruhezustand zum Teil sehr abweichend konstituiert. Weite Verbreitung scheinen deutliche kornförmige Chromosomen zu haben (*Trichomonas*, *Trichomastix*, *Lophomonas*, *Devescovina*, *Stephanonympha*). Die Herausdifferenzierung der Chromosomen aus dem Ruhekern ist sehr schwer zu verfolgen; neuerdings konnte KUCZYNSKI diesen Vorgang der Konzentration des zunächst diffus auf einem achromatischen Reticulum verteilten Chromatins bei Trichomonaden verfolgen. Nach ihm handelt es sich um acht Chromosomen, die die Gestalt eines kurzen Stäbchens besitzen und aus zwei hintereinander liegenden Granula sich zusammensetzen. Bemerkenswert in dieser Hinsicht ist es, daß ich bei *Lophomonas blattarum* während der Vorbereitung zu Encystierung, welcher Vorgang mit einer Kernteilung verbunden ist, mit absoluter Bestimmtheit acht große, kornförmige Chromosomen feststellen konnte. Weniger übersichtlich waren die Verhältnisse während der Teilungen im vegetativen Stadium, wo bis 16 chromatische Körner beobachtet wurden. Es ist sehr fraglich, habe ich in meiner *Lophomonas*-Arbeit geschrieben, »ob man die Körner als echte Chromosomen auffassen darf« (46, S. 269). Man vergleiche hierzu die »Prächromosomes« ALEXEIEFFS bzw. die »Chromiolen« NÄGLERS bei *Chilomonas paramaecium*. *Calonympha* weist vier bis fünf deutliche bandförmige Chromosomen auf; diese länglichen Elemente erleiden in der Folge eine Verkürzung. Anscheinend zu keiner Sonderung in Chromosomen kommt es bei der Gattung *Joenia*; der Kern dieser Gattung ist während der Vorbereitung zur Teilung charakterisiert nach GRASSI und FOÀ durch den Besitz eines kontinuierlichen chromatischen Fadenknäuels, welcher später auf die beiden Tochterkerne einfach verteilt wird, wobei die beiden Fadenknäuel durch einen lang sich ausziehenden und schließlich an einem Punkt durchreißenden Faden verbunden erscheinen. Eine Längsspaltung der Chromosomen habe ich bei *Calonympha* angedeutet gefunden. KUCZYNSKI beschreibt eine solche für Trichomonaden. Typisch für die späteren Anaphasen von Trichomonaden, *Devescovina* und *Lophomonas blattarum*, ist das Zusammentreten der Chromosomen zu einigen wenigen — die Zahl vier dürfte wohl vorherrschen oder überhaupt ausschließlich gelten — »chromatischen Streifen«, wie ich sie genannt habe, Gebilden, welche gegen das außerhalb des Kernes gelegene Centriol bzw. gegen den Pol der extranucleären Spindel konvergieren.

Nach Kuczynski beruht dieser Vorgang vermutlich auf einer Vereinigung »von je zwei der acht Chromosomen auf dem Stadium der Äquatorialplatte«, wodurch vier Doppelchromosomen entstehen, welche der Längsspaltung unterliegen (54, S. 183). Da jedes Chromosoma der Trichomonaden nach diesem Autor aus zwei Granula besteht, so hätten wir die Zusammensetzung eines »chromatischen Streifens« aus vier Granula vor uns. Die weitgehende Übereinstimmung im Verhalten der chromatischen Figur bei *Lophomonas blattarum* nach meinen Untersuchungen bzw. bei Trichomonaden betont neuerdings Kuczynski und ich will es nicht in Abrede stellen, daß diese Übereinstimmung nach einer nochmaligen Prüfung der schwierigen Verhältnisse bei *Lophomonas* möglicherweise zu einer vollkommenen wird. Auch bei *Joenia* lassen die in den Telophasen dicht zusammengezogenen Tochterknäuel nach Grassi eine besondere Lage im Kern erkennen, indem sie an dem Punkte der Kernmembran, wo außen der Blepharoblast derselben anliegt, wie angeklebt erscheinen. »I singoli gomitoli dei nuclei neoformati, prima che entrino nella fase di apparente riposo, sono evidentemente raccolti e si direbbero attaccati ciascuno a quel punto della membrana nucleare, al quale corrisponde il batacchio (blefaroplasto)« (37, S. 735).

Zwischen den Polen der extranucleären Centralspindel, welche von Centriolen eingenommen werden, und den innerhalb der persistierenden Kernmembran eingeschlossenen chromatischen Elementen liegen demnach ohne Zweifel bestimmte Beziehungen vor, welche zwar schwer zu analysieren sind, welche aber beweisen dürften, daß die Kernteilung unter dem dirigierenden Einfluß der Centralspindel ihren Ablauf nimmt.

Wie nun aber bei *Spongomonas* z. B. nach Hartmann und Chagas neben der intranucleären Centralspindel (Centraldesmose) eine achromatische Spindel im wahren Sinne während der Teilung auftritt, so dürfte das auch bei den hier in Rede stehenden Kernen mit extranucleären Centralspindeln, von wenigen stark spezialisierten Formen abgesehen, wohl allgemein der Fall sein. Allerdings sind die diesbezüglichen Beobachtungen mit Schwierigkeiten verknüpft, doch liegen bereits von einigen Gattungen sichere Angaben vor. Dobell beschreibt eine deutliche Spindel bei der Teilung von *Trichomonas batrachorum*. Eine innere Spindel, deren Fasern sich mit den Chromosomen verbinden, ist von A. Foà bei *Trichonympha* neben der äußeren Centralspindel beobachtet worden. Die Anordnung der kornförmigen Chromosomen bei *Lophomonas blattarum* (bezüglich ihrer echten Chromosomennatur s. oben) »in von Pol zu Pol ziehenden Reihen«, »welche in ihrer Ge-

samtheit eine spindelförmige Figur darstellen« (46, S. 267), läßt wohl eine spindelartige Ausbildung von Lininfäden vermuten, welche von mir allerdings nicht festgestellt worden ist. KUCZYNSKI hatte in seltenen Fällen bei Trichomonaden eine Spindel gesehen, deren zarte Fibrillen sich zwischen den Polen und den Chromosomen ausspannen (54, S. 184, Taf. XII, Fig. 26). Wohl mit Recht macht dieser Autor auf den Zusammenhang aufmerksam, der zwischen der schwachen Entwicklung der Spindel und dem Ablauf der gesamten Kernteilung innerhalb der Kernmembran bestehen dürfte.

Nur von nebensächlichem Interesse ist die Beobachtung, daß die beiden Tochterkerne längere Zeit hindurch durch einen Faden, welcher wohl sicher auf dem Wege des Sich-ausziehens der Kernmembran entsteht, miteinander verbunden bleiben wie z. B. bei *Lophomonas blattarum* (46, Taf. VII, Fig. 10, *d*): der Faden pflegt parallel zur Centralspindel sich auszuspannen. In schwer zu analysierenden Fällen kann es zu einer Verwechslung zwischen beiden Gebilden kommen. Im übrigen kommen derartige Strukturen auch sonst bei der Teilung von Protozoenkernen vor und bieten für die uns interessierende Frage nichts Spezifisches.

Im idealen Fall würde demnach die Kernteilung bei Flagellaten nach dem von mir als GRASSIscher Typus unterschiedenen Vorgang summarisch wie folgt verlaufen: Die Kernmembran bleibt während aller Stadien erhalten; außerhalb des Kernes differenziert sich eine stabförmige Centralspindel mit Centriolen, welche in die Länge wächst und direkte Beziehungen zur Kernteilung aufweist, hingegen unabhängig ist von der selbständig und meist gleichzeitig verlaufenden Desmose des Blepharoblasten; innerhalb der Kernmembran entwickelt sich eine Lininspindel, welche an die Chromosomen herantritt; die Ausbildung der chromatischen Figur ist sehr wechselnd[1].

Das wesentlich neue in der eben skizzierten Auffassung gegenüber z. B. der Darstellung, welche DOBELL für Trichomonaden entwirft und welche neuerdings von KUCZYNSKI, wenn auch mit einiger Reserve,

---

[1] Mit dem gleichen Kernteilungstypus hatte naturgemäß KUCZYNSKI bei Trichomonaden sich zu beschäftigen gehabt. KUCZYNSKI weist darauf hin, daß HARTMANN diesen Kern- bzw. Kernteilungstypus von dem einfachen bläschenförmigen Caryosomkerne ableitet, durch das Heraustreten des Zentrums aus dem Caryosom in die Kernmembran und schließlich in das Protoplasma (54, S. 190). Leider unterläßt es KUCZYNSKI hervorzuheben, daß ich bereits vor HARTMANN die Eigenart dieses Kernteilungstypus unter kritischer Heranziehung sämtlicher bekannten Fälle im gleichen Sinne ausdrücklich betont und eine Bezeichnung für diesen Typus in Vorschlag gebracht habe. Meine diesbezügliche Abhandlung ist KUCZYNSKI offenbar unbekannt geblieben.

wiedergegeben wird, besteht in der von mir behaupteten Selbständigkeit der außerhalb des Kernes befindlichen Centralorgane (Centralspindel und Centriolen) in Rücksicht auf die Basalorgane (Blepharoblast bzw. Basalkörner). Diese Autonomie der Centralorgane, welche im engsten Anschluß an die Vorgänge bei *Devescovina* abgeleitet wurde, erscheint durchaus plausibel, wenn man Flagellatenkerne ins Auge faßt, welche intranucleäre Centralorgane aufweisen. Die bei der Teilung des Kernes von *Spongomonas splendida* (nach HARTMANN und CHAGAS) innerhalb der Kernmembran polar auftretenden Centriolen haben mit dem Diplosom, in welchem die zwei Geißeln wurzeln, nichts Gemeinsames (Textfig. 17 *a*). Allerdings scheinen nach der Teilung des Diplosoma die beiden Basalkörner an die Pole der ihre Lage inzwischen wechselnden Kernspindel zu gelangen, wo sie in der unmittelbaren Nachbarschaft der Centriolen zu liegen kommen (Textfig. 17 *b*). Diese Deutung der Fig. 23, Taf. V von HARTMANN und CHAGAS (42) halte ich für wahrscheinlicher, als die von den beiden Autoren vertretene Ansicht, wonach die Geißeln aus den Centriolen neu hervorsprossen (die in Textfig. 17 *a* abgebildeten alten Geißeln sollen nach den Autoren abgestoßen werden, was ich mir aber zu bezweifeln erlaube[1] (vgl. 42, S. 82). Meine Vermutung bezüglich des Zusammenfallens der Basalkörner mit den Spindelpolen stütze ich durch eine analoge Beobachtung ALEXEIEFFS an *Monas vulgaris* (1, S. 99, Textfigur 1 *a* und *b*). Des weiteren ist die Centrodesmose



Textfig. 17.
Spongomonas splendida Stein. Kernteilung. Nach HARTMANN und CHAGAS.

[1] Bezüglich der Geißeln schreiben die beiden Autoren: »Bei der Fortpflanzung werden auch hier die Geißeln stets abgeworfen; wenigstens ist bei den meisten Teilungsstadien keine Spur einer Geißel zu beobachten, vor allem nie in den früheren Stadien. Wenn in späteren Stadien solche vorkommen, dann handelt es sich aber, wie wir noch sehen werden, um Neubildung« (43, S. 79). Demgegenüber muß ich aus eigener Erfahrung betonen, wie leicht die Geißeln, namentlich bei der jetzt vorherrschend angewandten Eisen-Haematoxylinmethode, im Präparat übersehen werden können.

innerhalb des Kernes von *Trypanosoma lewisi* bei multipler Vermehrung nach ALEXEIEFF, vollständig unabhängig von der bei der Teilung des Blepharoblasten entstehenden Desmose. Man denke sich die Centralorgane, die in den beiden Fällen (*Spongomonas* bzw. *Trypanosoma*) typisch und deutlich innerhalb des Kernes auftreten[1], extranucleär versetzt und man erhält den GRASSIschen Modus der Kernteilung.

An dieser Stelle kann ich mir nicht versagen, auf eine allerdings nur flüchtig hingeworfene Bemerkung in der Arbeit KUCZYNSKIS hinzuweisen, welche die Funktion des Blepharoblasten (oder wie KUCZYNSKI ihn nennt, des »Basalkörpers«) bei Trichomonaden präzisieren soll. Nach dem Hervorheben der Beziehungen des Blepharoblasten zu den Geißeln, dem Randfaden der undulierenden Membran usw., sagt der Verfasser: »Außerdem dient er in seiner Gesamtheit (?) oder mit einem Teile als Centriol für den sich teilenden Kern« (54, S. 156). Das Fragezeichen stammt nicht von mir und auf dieses lege ich eben Gewicht. Die Übereinstimmung mit meinem Gedankengang ist offensichtlich und um so mehr zu bewerten, als dem Autor bei der Abfassung des zitierten Passus die Tatsachen, die ich als Ausgangspunkt benützt habe, kaum präsent waren.

Im Vorstehenden habe ich in erster Linie die Selbständigkeit der Centralorgane gegenüber den Blepharoblasten bzw. Basalkörpern zu belegen gesucht, gleichzeitig aber bereits hervorgehoben, daß die sich teilenden Basalorgane nachträglich mit den Spindelpolen zusammenfallen, — man beachte wohl, daß darin kein Widerspruch besteht! Bei der Wichtigkeit dieses letzteren Verhaltens für die von mir gegebene Deutung des Verlaufes der GRASSIschen Kernteilung, führe ich noch weitere Beispiele in diesem Sinne an. »So beobachtete schon FRANCA und ATHIAS an *Trypanosoma rotatorium* der *Hyla arborea*, daß die geteilten Blepharoblastkerne (!) an die Pole der Spindel des Hauptkernes rücken und so eine Art centrosomale Wirkung ausüben; doch die Autoren weisen auch darauf hin, daß es nicht die einzige Funktion des Blepharoblastes ist und deshalb dem Centrosom nicht ganz entspricht« (zitiert nach ROSENBUSCH, S. 290). ROSENBUSCH hatte die gleichen Vorgänge bei den runden Formen der *Haemoproteus*- und *Trypanosoma lewisi*-Kulturen nachgewiesen, in denen während der Spindelbildung des Karyosoms die Blepharoblastkerne auseinandergehen und sich in der

---

[1] Ein neuer sehr klarer Fall intranucleärer Centralspindel liegt bei *Polytoma uvella* nach Untersuchungen von ENTZ jun. vor; in Meta- und Anaphasen glaubt man sogar eine täuschende Ähnlichkeit mit dem GRASSIschen Typus zu finden, der Unterschied ist aber doch ein prinzipieller (vgl. 28, Tafelfig. 1, 4, 5).

Nähe der Pole des Hauptkernes lagern (74, Taf. XXVI, Fig. 50 bis 52). Man beachte auch das oben für *Lophomonas blattarum* nach eigenen Beobachtungen Gesagte, wo es sich freilich nicht um in Teilung begriffene, sondern für die Tochtertiere neu entstehende Basalkörperanlagen handelt.

Es fehlt demnach nicht an Tatsachen, welche beide von mir im Grassischen Typus geforderten Momente stützen würden: die Autonomie der extranucleären Centralorgane und das vielfach vorauszusetzende, räumliche Zusammenfallen der sich teilenden Basalorgane mit den ersteren. Und so denke ich, daß die hier entwickelte Beurteilung scheinbar heterogener Vorgänge von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus jetzt bereits genügende Begründung erfahren hatte. Will man aber die von mir hypothetisch vorgebrachte Deutung leugnen, so bleibt nichts übrig, als die Homologie zwischen dem Blepharoblasten von *Devescovina* und demjenigen (bzw. »Basalkörper«) von Trichomonaden in Abrede zu stellen; der Blepharoblast von *Devescovina* müßte in diesem Fall ein Organell für sich sein, etwa ein zweiter Kern, eine Auffassung, zu der ich mich zur Zeit nicht entschließen kann.

Eine noch zu untersuchende Frage in dem hier diskutierten Kernteilungstypus ist der erste Ursprung der stets extranucleär beobachteten Centralspindel. Ist diese letztere doch vielleicht in ihrer frühesten Anlage intranucleär? Die diesbezüglichen Untersuchungen sind außerordentlich schwierig, und eine Antwort wird wohl noch lange Zeit auf sich warten lassen. Für unsre Zwecke einer vergleichenden Betrachtung bleibt aber, abgesehen davon, wie die Entscheidung ausfällt, der besondere Charakter der Grassischen Mitose stets genügend gekennzeichnet.

Daß das hier im Anschluß an *Devescovina* entworfene Bild bei strenger Anwendung auf die übrigen in Betracht kommenden Fälle noch einer Nachforschung bedarf, mag nochmals betont werden. Doch sei unter Voraussetzung der Gültigkeit der obigen Regel, was die Autonomie der Centralorgane anbetrifft, die Frage aufgeworfen, wie sind unter diesen Umständen die bei der Teilung der Akaryomastigonten von *Calonympha* zutage tretenden Desmosen, welche denjenigen der Karyomastigonten anscheinend durchaus gleichen, aufzufassen? Wenn es sich im letztgenannten Fall um eine vom autonomen Centralorgan gebildete Spindel handelt, deren Polen die Teilprodukte der Blepharoblasten bloß anliegen, so muß wohl das gleiche für die Akaryomastigonten-Spindel gefordert werden; mit andern Worten, in den Akaryomastigonten läge ein extranucleäres Centralorgan (neben dem

Blepharoblasten) ohne Kern vor, d. h. in der Terminologie HARTMANNS, die bloße lokomotorische Komponente eines Kernes bzw. ein reduzierter Kern, der unter den Begriff der Energide sich einreihen ließe.

Einkernige Zustände von *Calonympha* sind mir unbekannt geblieben; dennoch dürfte wohl sicher anzunehmen sein, daß derartige Zustände vorkommen müssen. In diesem Fall ist es ferner unwahrscheinlich, daß eine Differenzierung in Karyo- und Akaryomastigonten von Anfang an vorläge. Vielmehr dürfte das mit dem letzteren Namen belegte Gebilde, dessen Grundlage — der Annahme nach — von Blepharoblast + Centriol als wesentlichen Bestandteilen gebildet wird, durch Teilung der entsprechenden Organellen der noch nicht differenzierten Zelle ohne gleichzeitige Kernteilung seinen Ursprung genommen haben. Von dem zugehörigen Plasma in Spindelform sowie vom Parabasalapparat ist hier der Einfachheit halber, und da etwas Positives nicht bekannt, Abstand genommen worden. Es würde in diesem Fall unzweifelhaft eine gewisse Parallele zu den Teilungen des Blepharoblasts bei dem bekannten Vorgang der Geißelbildung bei *Trypanosoma noctuae* nach SCHAUDINN vorliegen. Auch ein entfernterer Vergleich, die Vermehrung des Centrosomas während der Verwandlung der Spermatiden in Spermien, wäre hier vielleicht zu berücksichtigen. Doch müssen zunächst die Tatsachen eine festere Basis abgeben, bevor an ein weiteres Ausspinnen der hier angedeuteten Homologien zu denken wäre. Auf jeden Fall verdienen Formen wie *Calonympha* unser volles Interesse.

Wie sich nun auch die noch nicht für sämtliche hier in Betracht kommenden Gattungen analysierten Verhältnisse (Beziehung der Blepharoblastdesmose zur Centralspindel) in der Zukunft gestalten mögen, sicher bleibt es jetzt schon, daß bei den Trichomonaden, Devescovinen, Calonymphiden und Hypermastiginen ein besonderer Kernteilungstypus vorliegt, welcher durch den Besitz einer extranucleären Centralspindel charakterisiert ist. Ich habe in meiner schon mehrfach genannten Schrift darauf aufmerksam gemacht, daß »das Auftreten der extranucleären Spindel während der Kernteilung sich bei den Gattungen konstatieren läßt, welche mit einem Achsenstab bzw. dessen Homologa versehen sind« (48, S. 18, 19). Dieser Satz wurzelt zunächst in den Untersuchungen von GRASSI und FOÀ an *Joenia*; ausgesprochen konnte er werden erst auf Grund weiterer Studien, an denen u. a. ich mich selbst beteiligt habe und welche in den vorliegenden Untersuchungen niedergelegt sind. Die uns hier interessierende Frage ist von mir in der eben genannten

Schrift ausführlich diskutiert worden, und es mag im wesentlichen auf das dort Gesagte verwiesen werden. Ich wiederhole nur, daß bei der negativen Fassung des obigen Satzes — d. h. Flagellaten ohne Achsenstab wiesen intranucleäre Centralspindeln auf — oder, was bei der Schwierigkeit des Nachweises intranucleärer Centren geeigneter ist, wiesen keine extranucleären Spindeln auf —, volle Bestätigung für dessen Gültigkeit in sämtlichen genauer untersuchten Fällen sich ergibt; es mögen die Gattungen *Euglena*, *Spongomonas*, *Copromonas* (*Scythomonas*) *Chilomonas*, *Haematococcus*, *Trypanosoma*, *Bodo* (*Heteromita*) und *Trypanoplasma* genannt werden. Speziell in bezug auf *Trypanosoma* erwähne ich die deutliche intranucleäre Centrodesmose im Kern von *Trypanosoma lewisi* nach Alexeieff (7). Es kann mir vielleicht eingewendet werden, Alexeieff hätte zugleich Blepharoblastdesmosen abgebildet, die meinen extranucleären Centralspindeln entsprächen. Darauf habe ich zu erwidern, daß ich die Blepharoblastdesmose bei *Trypanosoma* mit dem gleichen Gebilde von *Devescovina* homologisiere, nicht aber mit der Centralspindel im letztgenannten Fall; die gleiche Erklärung habe ich bereits bei Gelegenheit der Besprechung der Kernteilung von *Leptomonas drosophilae* abgegeben (48, S. 22). Damit steht es im Zusammenhang, daß ich den »Axoplast« im letztgenannten Fall, ferner das »Rhizostyl« (Alexeieff) bei *Herpetomonas muscae domesticae*, sowie auch die »benderella subassile contrattile« von *Dinenympha* nicht als Homologa des Achsenstabs in streng morphologischem Sinne — im Gegensatz zu Alexeieff — auffasse. Alle diese Gebilde haben die gleiche oder annähernd gleiche Funktion zu verrichten, nämlich diejenige eines Stützorganells; es ist aber interessant zu beobachten, wie die Natur sich verschiedener Wege bedienen kann, um ähnliche Strukturen zustande zu bringen.

Daß die Zahl derjenigen Fälle, die den von mir ausgesprochenen Satz in seiner negativen Fassung bestätigen, nach neuesten Untersuchungen seit dem Erscheinen meiner Schrift sich vermehren läßt, ist leicht zu belegen. Ich verweise u. a. auf die nach Euglenentypus verlaufende Kernteilung von *Anisonema grande* nach Alexeieff (8), auf den gleichen Vorgang bei *Cryptobia Dahli* (*Trypanoplasma intestinalis*), bei *Chilomastix Caulleryi*, bei *Herpetomonas muscae domesticae*, bei *Rhynchoidomonas luciliae* und bei *Monas vulgaris* nach demselben Autor (7). Ferner sind zu nennen: die durch das Auftreten der eigentümlichen »Basalplatten« charakterisierte Kernteilung von *Monas gelatinosa* nach Nägler (66), die Vorgänge bei der Gattung *Trypanoplasma* nach erneuten Untersuchungen von Martin (60), sowie bei *Monas termo* nach

dem gleichen Autor (61), *Polytoma uvella* nach ENTZ jun. (28) und *Parapolytoma satura* nach JAMESON (45). In dem von ENTZ studierten Fall von *Polytoma uvella* wird die Teilung des Kernes durch eine Teilung des intranucleären Centriols eingeleitet und die so entstehende Centrodesmose läßt sich vielfach in sehr deutlicher Form nachweisen. Mehrere der Bilder ENTZ' zeigen äußere Ähnlichkeit mit den in vorliegenden Untersuchungen behandelten Kernteilungstypen, der prinzipielle Unterschied ist aber, wie schon oben erwähnt, durch die dauernd intranucleäre Lage der Centrodesmose bei *Polytoma* gegeben.

Mehrfach habe ich auf Grund von eigenen Untersuchungen und im Anschluß an GRASSI hervorgehoben, daß die extranucleäre Centralspindel die Kernteilung gewissermaßen dirigiert — obwohl wir etwas näheres über diese Beziehungen nicht kennen — und daß im Zusammenhang damit die Lage der Spindel in unmittelbarer Nachbarschaft des Kernes im Teilungsvorgang eine durchaus fest normierte ist. In Anbetracht dieser Auffassung kann ich unmöglich JOLLOS zustimmen, der in den von mir als GRASSIschen Kernteilungstypus zusammengefaßten Fällen lediglich eine Übereinanderlagerung der Basalkorn- bzw. Blepharoblastdesmose in bezug auf den Kern erblicken möchte, und die Beziehungen zwischen der »extranucleären Centralspindel« (meiner Ausdrucksweise) und der Kernteilung als bloß scheinbare bezeichnet (52, S. 690). Wer aus eigener Anschauung die tief und deutlich in einer Furche des Kernes eingesenkte Spindel nicht kennt — und nicht alle Gattungen, welche nach dem GRASSIschen Typus sich teilen, lassen diese schwer analysierbaren Verhältnisse ohne weiteres entziffern —, der mag vielleicht zu einer solchen Auffassung sich verleitet fühlen. Für mich ist die stabförmige Spindel der Trichomonaden und Hypermastiginen ein Homologon der vom Kern umfaßten, bzw. in einer starken Einbuchtung des Kernes gelegenen Spindel von *Noctiluca*. Wenn die Übereinanderlagerung von Spindel und Kern nur zufällig wäre, wie ließe sich dann erklären, daß bei *Calonympha* und *Stephanonympha*, die mit sehr zahlreichen Kernen ausgestattet sind, während der Teilung unfehlbar jedem Kern eine extranucleäre Spindel dicht angeschmiegt sich vorfindet? Es müßten wohl Fälle vorkommen, wo die Spindel bzw. Desmose, statt dem Kern dicht angeschmiegt, unabhängig von demselben in einer gewissen Entfernung zu finden wäre; solche Fälle habe ich in meinem verhältnismäßig reichen Material mit Teilungsfiguren nicht ein einzigesmal beobachtet. Die Behauptung von JOLLOS rechnet somit nicht mit Tatsachen. Was die vom gleichen Autor angezeigte Feststellung intranucleärer Teilungscentren bei *Tri-*

chomonas anbetrifft, so suche ich nach einer solchen in der soeben erschienenen Arbeit Kuczynskis vergebens.

Betreffs der Fälle, welche sich nicht unmittelbar in den Rahmen des von mir ausgesprochenen Satzes einfügen lassen und welche einer Nachprüfung bedürfen, verweise ich auf meine Zusammenstellung aus dem Jahre 1912. Leider haben die unbestimmten Angaben, welche ich dort bezüglich von *Oxymonas granulosa* mitgeteilt habe[1], seither, nach erneuter Durcharbeitung meines Materials, an Klarheit nicht viel gewonnen. Dieses Flagellat ist nur ganz außerordentlich selten in günstigen Teilungsstadien zu finden, so daß ich die Frage nach der Natur der Kernteilungsfigur bei demselben zunächst noch offen lassen muß. Die Ergebnisse bei *Cercomonas parva* nach Hartmann und Chagas, ferner bei *Monocercomonas cetoniae* nach Cl. Hamburger bzw. Jollos bedürfen einer Nachprüfung.

Bei Anwendung des oft benützten Vergleichs zwischen dem Achsenstab der Flagellaten und dem Achsenfaden der Spermien darf nicht vergessen werden, daß, bei tierischen Spermien wenigstens, der Achsenfaden nach vollendeter Reifeteilung in der Spermatide aus einem Centriol herauswächst, bei Flagellaten hingegen gerade die die Teilung dirigierende Centralspindel es ist, welche in den Tochtertieren persistiert, Modifikationen erleidet und zu Stützfunktionen herangezogen wird. Ebensowenig läßt sich der Stützfaden in den Spermatozoiden von *Stylorhynchus* etwa nach Léger mit dem Achsenstab der Flagellaten unmittelbar homologisieren.

Daß die eine Zeitlang persistierende fadenförmige Centralspindel zur Grundlage für die Achsenstäbe der Tochtertiere wird, erachte ich nunmehr namentlich nach den eigenen überzeugenden Bildern von *Devescovina* als ausgemacht. Die abweichenden Ansichten Kuczynskis bezüglich der Trichomonaden scheinen mir, zum Teil wenigstens, durch Tatsachen nicht genügend bekräftigt. Bereits der einleitende Satz der Kuczynskischen Beweisführung will mir nicht recht einleuchten. »Die Bildung der neuen Achsenstäbe . . . vollzieht sich bei den von mir untersuchten Formen in der Regel noch während die Centrodesmose der Basalkörper besteht«. »Schon deshalb erscheint es ganz ausgeschlossen, daß diese mit der Bildung der Axostyle irgend etwas zu tun hat . . .« (54, S. 187). Vergleicht man hierzu die von mir für *Devescovina* gegebenen Stadien, so ist, denke ich, der Zusammenhang evident. Ja, gerade nur bei der Persistenz der Desmose (bzw. Central-

[1] In der genannten Schrift noch nicht mit diesem Namen belegt (48, S. 26).

spindel) kann von einer Zurückführung des einen Gebildes auf das andre die Rede sein; sonst hätten wir eben keinen Anhaltspunkt! Die ganze übrige Darstellung KUCZYNSKIS trägt einen außerordentlich reservierten Charakter, so daß sie kaum geeignet ist, die klaren Angaben von DOBELL in Zweifel ziehen zu lassen. So viel ich sehe, sind die jungen Axostyle, welche nach KUCZYNSKIS Meinung aus den »Basalkörpern« selbständig »anwachsen«, nur in Fig. 111, Taf. XVI abgebildet; hier fällt auch der Verlauf des einen Achsenstabes, »kenntlich durch die Reihen von Granula«, genau mit der Richtung der Desmose zusammen; bezüglich des andern Achsenstabes scheint das nicht der Fall zu sein, doch kann man derartige Fragen nicht an einem Exemplar — in Anbetracht der häufigen Deformationen, welche Ausstrichpräparate bieten — entscheiden. In zwei Figuren, wo nach Angaben des Verfassers die Achsenstäbe im Präparat deutlich zur Darstellung gelangten, »mußte auf ihre Wiedergabe verzichtet werden« (S. 188, Fig. 110 und 113, Taf. XVI). Dies ist nicht der direkteste Weg, um den Gegner zu überzeugen.

Nicht uninteressant ist es, hier nochmals besonders zu erwähnen, daß sämtliche Gattungen, welche den hier näher beleuchteten Kernteilungstypus aufweisen, Parasiten sind. Die im Tierreich, also auch unter den Protozoen weit verbreitete Regel, wonach Parasitismus zu Rückbildungen in der Gesamtorganisation führt, kann hier keine Anwendung finden. Es sind zur Zeit keine freilebenden Formen bekannt, welche an Komplikation des Baues einer *Joenia*, *Parajoenia* oder *Calonympha* zur Seite zu stellen wären. Auch darf, worauf ich noch kurz zurückkomme, in der besonderen Kernteilungsart dieser und verwandter Parasiten entschieden ein fortschrittlicher Typus unter Flagellaten erkannt werden.

Wie ich schon in meiner zusammenfassenden Publikation hervorgehoben habe, fasse ich den Besitz intranucleärer Centralorgane, welche in primitiver Form niederen Flagellaten sowie Amoeben zukommen, als einen ursprünglichen Zustand auf und befinde mich dabei in Übereinstimmung mit R. HERTWIGS Ansichten. Es war meines Erachtens bei höheren Flagellaten das »Bedürfnis« nach inneren Stützstrukturen, welches auf den Kernteilungsmodus prinzipiell umgestaltend gewirkt hatte, indem die intranucleären Centren den Kern verlassen haben und bei der Teilung eine extranucleäre stabförmige, dem Kern sich anschmiegende Centralspindel abgaben, welche ihrerseits in der Folge als Grundlage der Achsialstrukturen Verwendung finden konnte. Im einzelnen braucht freilich der hier skizzierte Zusammenhang nicht stets

unmittelbar verwirklicht zu sein: so behält in den Cysten von *Lophomonas*-Arten der Kern den ererbten Teilungsmodus bei, obschon die Spindel zu keinen strukturellen Zwecken Verwendung findet und unmittelbar nach der ersten Teilung einem neuen Teilungsschritt zu weichen hat.

Ohne Zweifel liegt in den untersuchten Fällen ein besonderer Kernteilungstypus vor, den ich in Rücksicht auf Grassis Verdienste um die Analyse desselben als Grassischen Kernteilungstypus zu unterscheiden vorgeschlagen habe. Ich zweifle nicht, daß weitere Studien an parasitischen Flagellaten die Eigenart dieses von mir näher gekennzeichneten Typus befestigen werden. Während das Verhalten der Centriolen und der Centralspindel — also wohl eines wesentlichen Bestandteils der achromatischen Figur — große Konstanz bei dem in Rede stehenden Typus aufweist, treten in bezug auf den chromatischen Teil der Kernteilungsfigur sehr mannigfache Zustände, wie kontinuierlicher Chromatinfaden, kornförmige bzw. bandförmige Chromosomen, zutage. Vielleicht werden Untersuchungen in dieser Richtung auf Grund eines ausgedehnteren Tatsachenmaterials für eine stammesgeschichtliche Bewertung des Kernteilungsvorganges sich nicht unfruchtbar erweisen.

5. Über die Natur des Blepharoblasten.

Unter den in vorliegender Arbeit untersuchten Formen sind Blepharoblaste beobachtet worden bei *Devescovina*, *Foaina*, *Calonympha*, *Stephanonympha* und *Parajoenia*. Doch tragen die Blepharoblaste nicht überall die gleiche Struktur zur Schau und es muß späteren Untersuchungen überlassen werden, sichere Anhaltspunkte bezüglich einer Sonderung nicht homologer Gebilde festzustellen. Einstweilen empfiehlt es sich, alle diese mit Geißelinsertion in Beziehung stehenden Organellen als Blepharoblaste zu bezeichnen und die zwischen den einzelnen Formen bestehenden Differenzen zu registrieren.

Während die Gattung *Devescovina*, welcher sich in dieser Hinsicht *Foaina* und *Parajoenia* eng anschließen, einen bläschenförmigen, von eigener deutlicher Membran umgrenzten und einige färbbare Körnchen im Innern führenden Blepharoblast aufweist, beobachten wir an der Geißelbasis von *Calonympha* und *Stephanonympha* einen anscheinend kompakten, nicht regelmäßig begrenzten, mit Eisen-Haematoxylin[1] (nicht aber mit Delafields Haematoxylin) sich intensiv und undifferenzierbar färbenden Körper. Der bläschenförmige Charakter des

[1] Nach Vorbehandlung in Sublimat.

Blepharoblasten im erstgenannten Fall ließe eventuell eine Diskussion über dessen Kernnatur aufkommen. Doch nehme ich überhaupt bezüglich der Deutung des Blepharoblasten als Kinetonucleus einen abwartenden Standpunkt ein und würde speziell im vorliegenden Fall zur Begründung einer solchen Deutung verlangen, daß der Nachweis nucleären Ursprungs des Blepharoblasten erbracht werde, wozu sich mir im Verlauf meiner Untersuchungen keine Gelegenheit geboten hatte. In dem zweiten der hier unterschiedenen Fälle macht der Blepharoblast den Eindruck, als ob er durch eine innige Aneinanderlagerung, durch »Verbackung« gewissermaßen mehrerer Basalkörner entstanden wäre, woraus sich seine unregelmäßige äußere Begrenzung erklären würde. Nicht gleichgültig für diese Vermutung ist der Umstand, daß aus einem jeden Blepharoblasten bei *Calonympha* (wenigstens in den Caryomastigonten) und *Stephanonympha* vier Geißeln entspringen.

Direkte Beziehungen zwischen Blepharoblast und Geißeln sind vorhanden bei *Devescovina*, *Foaina*, *Calonympha* und *Stephanonympha*. Bei *Parajoenia*, mit ihren flächenhaft verteilten überaus zahlreichen Geißeln, ist ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen Blepharoblast und Geißeln von vornherein ausgeschlossen; immerhin scheinen die früher genannten zwei Hauptzüge der Geißelinsertionsstellen deutlich gegen den Blepharoblasten zu konvergieren.

Bei den Arten der Gattung *Trichomonas*, welche Form nach den obigen Ausführungen mit *Devescovina* sicher verwandt ist und deshalb hier Interesse verdient, kommen allem Anschein nach verschiedene Übergangsstufen zwischen den bläschenförmigen und kompakten Blepharoblasten vor. Es dürfte aber doch diese letztere Art überwiegen, und manche Autoren reden direkt von Basalkörnern. Prowazek berichtet über die Insertion der Geißeln bei *Trichomastix lacertae* Bütschli folgendermaßen: »Sie entspringen von einem oberhalb des Kernes ziemlich terminal eingepflanzten Basalkorn, das etwas unregelmäßig, keulenförmig gestaltet ist, während des Lebens nur als eine undeutliche, etwas lichtbrechende Verdichtung zu erkennen ist, an konservierten Präparaten sich aber sehr deutlich mit Eisen-Haematoxylin schwarz färbt. Wegen der unregelmäßigen, keulenförmigen Gestalt des Basalkorns wäre ich geneigt anzunehmen, daß es sich aus drei sich innig verbackenen Körnern zusammensetzt« (70, S. 5). Die Schleppgeißel entspringt von einem besonderen Basalkorn. Dobell konstatiert bei *Trichomastix batrachorum* »a minute granule which stains with chromatin stains very intensely« (23, S. 207); dieses Granulum, das oft diplosomische Struktur aufweist, wird als Blepharo-

blast bezeichnet, und die gleichen Verhältnisse werden für *Trichomonas batrachorum* angegeben. Parisi findet bei *Trichomonas prowazeki* bzw. *Tr. orthopterorum* einen doppelten bzw. zweiteiligen Blepharoblasten; es liegen somit in diesem Fall eher dicht miteinander verbundene Basalkörner vor (67). Bensen beschreibt bei *Trichomonas vaginalis* zwei an Größe etwas verschiedene Basalkörner; von dem einen aus zieht die undulierende Membran über den Körper, »von dem andern, der wohl aus einer Gruppe von mehreren (3) besteht, gehen die drei vorderen Geißeln ab« (9, S. 122). Kuczynski bezeichnet den Blepharoblasten bei Trichomonaden mit dem indifferenten Namen »Basalkörper«; dieser besteht aus einzelnen Basalgranula bzw. Basalkörnern, welche »in eine gemeinsame Matrix aus besonders dichtem Plasma gehüllt sind«. Einmal wurde der Basalkörper aus zwei Reihen von je drei ganz deutlichen Körnchen zusammengestetzt« beobachtet und dieser Befund mit einiger Wahrscheinlichkeit als »eine Teilung der Basalkörner der drei Geißeln gedeutet (54, S. 156, 157). Nach eigenen Beobachtungen an *Trichomonas batrachorum* dürfte in bestimmten Zuständen wenigstens ein bläschenförmiger Blepharoblast vorkommen; doch muß ich hervorheben, daß der Unterschied zwischen der einen bzw. der andern Form des Blepharoblasten bei Trichomonaden, wie schon angedeutet, sich zu verwischen scheint. Soviel dürfte immerhin aus der vorstehenden Übersicht folgen, daß die Blepharoblaste bei Trichomonaden bzw. *Devescovina* homologe Gebilde sind, woran ich freilich von Anfang an nie gezweifelt hatte, was aber gegenüber möglichen anderweitigen Deutungen betont sein mag.

Bei *Joenia* liegt der Blepharoblast nach Grassi am Scheitel des Tieres über dem Kern und unmittelbar unter der »area flagellata«; er findet sich inmitten einer geräumigen, glockenförmigen Höhle (»figura come di campana«), weshalb er früher von Grassi als Glockenschläger bezeichnet worden war (»batacchio«). Bereits im Ruhezustand des Flagellats ist dieser Blepharoblast nach Grassi verdoppelt. Bezüglich seines Aussehens erscheint der Blepharoblast in diesem Fall als eine cuticuläre Verdickung (»un ispessimento d'aspetto cuticolare« [37, S. 731]).

Die obigen Verhältnisse lassen sich nicht unmittelbar auf die komplizierten Strukturen der Gattungen *Trichonympha* und *Pseudotrichonympha* übertragen. Bekanntlich hatte Hartmann den Versuch unternommen, das eigentümliche »Kopforgan«, bzw. »tubulo« der früheren Bezeichnungsweise von A. Foà, auf einen Blepharoblasten zurückzuführen, gestützt namentlich auf den Umstand, daß von hier aus

sämtliche Cilienreihen des Körpers ihren Ursprung nehmen. Gewisse hypothetische Beziehungen zwischen dem Scheitel von *Lophomonas blattarum* und *Trichonympha*, auf die ich später a. a. O. vielleicht zurückkomme, scheinen innerhalb bestimmter Grenzen für eine solche Art der Ableitung zu sprechen.

Bei den Protomonadinen werden vielfach die Begriffe »Basalkorn« bzw. »Blepharoblast« untereinander verwechselt, so z. B. von ALEXEIEFF bei *Monas vulgaris*, wo beide Gebilde als identisch angesprochen werden (1), ferner von MARTIN bei *Monas termo*.

Die in vielen Fällen nahe liegende Vermutung, daß Basalkörner und Blepharoblast vicariierende Organellen wären, in der Weise, daß eine Summe von Basalkörnern einen Blepharoblasten bildete, läßt sich gegenüber den Tatsachen nicht streng aufrecht erhalten: bei *Lophomonas blattarum* kenne ich freilich neben den zahlreichen Basalkörnern (Diplosomen) keinen Blepharoblasten, anders aber liegen bekanntlich die Verhältnisse bei *Joenia* und *Parajoenia*, und bei den Trypanosomen funktioniert ja neben dem Blepharoplasten ein Basalkorn als die eigentliche Geißelwurzel.

Derart weist schon die obige kurze Übersicht darauf hin, daß ein einheitlicher Begriff des Blepharoblasten erst auf Grund von vergleichenden eingehenden Studien ausgearbeitet werden muß und daß allgemeinere Schlußfolgerungen vorderhand mit Reserve aufzunehmen sind.

Mit den Beziehungen des Blepharoblasten zu den Geißeln hängt es zusammen, daß zwischen diesem Organell und dem Parabasalapparat ein engerer oder lockerer Connex sich nachweisen läßt. Mit der Kernteilung und im Speziellen mit der Spindelbildung hat der Blepharoblast bei *Devescovina* und *Parajoenia* nichts zu tun, er dokumentiert sich als ein reines Bewegungsorganell. Im Lichte der vorliegenden Untersuchungen dürfte eine Homologie zwischen dem Centrosom der Metazoenelle und dem Blepharoblasten wenig wahrscheinlich sein.

Basel, Ende März 1914.

Literaturverzeichnis.

1. A. ALEXEIEFF, Sur la position des Monadiés dans la systématique etc. Bull. Soc. Zool. de France. T. XXXVI. 1911.
2. — Sur la spécification dans le genre Trichomonas Donné. C. r. séances Soc. Biol. T. LXXI. 1911.

3. A. Alexeieff, Notes sur les Flagellés. Arch. Zool. exp. et gen. 5e. Sér. T. VI. 1911.
4. — Sur les Flagellés intestinaux des poissons marins. Ibid. Notes et revue 1. 1910.
5. — Notes sur les Herpetomonadidae. Ibid. Notes et revue. T. IX. 1912. No. 2.
6. — Sur la division du genre Bodo Ehrbg. Arch. f. Protist. Bd. XXVI. 1912.
7. — Introduction à la révision de la famille Herpetomonadidae. Ibid. Bd. XXIX. 1913.
8. — Systématisation de la mitose dite »primitive« etc. Ibid.
9. W. Bensen, Untersuchungen über Trichomonas intestinalis und vaginalis des Menschen. Ibid. Bd. XVIII. 1909.
10. E. Berliner, Flagellatenstudien. Ibid. Bd. XV. 1909.
11. G. Brunelli, Sulla distruzione degli oociti nelle regine dei Termitidi etc. Rend. d. R. Accademia dei Lincei. Vol. XIV. Cl. di sc. fis., mat. e nat. 1905.
12. — Sulla distruzione degli oociti etc. Ibid. Vol. XV. 1906.
13. E. Bugnion, L'imago du Coptotermes flavus etc. Mém. Soc. Zool. de France. 1911.
14. — La différenciation des castes chez les termites. Bull. Soc. Entom. de France. 1913.
15. L. Buscaglioni e S. Comes, La digestione delle membrane vegetali per opera dei flagellati etc. Atti Accad. Gioenia. Ser. 00. Vol. III. 1910.
16. O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der Flagellaten und einiger verwandter Organismen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX. 1878.
17. — Mastigophora. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. I, Abt. 2, 1883—87.
18. — Infusoria. Ibid. Bd. I, Abt. 3. 1887—89.
19. E. Chatton, Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les amoebiens. Arch. zool. expér. et gén. T. VI. 1910.
20. Ed. Chatton et M. Léger, Sur l'axostyle ou l'axoplaste des Trypanosomides des Insectes. C. R. Soc. Biol. T. LXIII. 1911.
21. S. Comes, Riproduzione e morfologia di Dinenympha gracilis. Arch. f. Protist. Bd. XXV. 1912.
22. C. Cl. Dobell, Structure and Life-History of Copromonas subtilis. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LII. 1908.
23. — Researches on the Intestinal Protozoa of Frogs and Toads. Ibid. Vol. LIII. 1909.
24. — Chromidia and the Binuclearity Hypotheses. Ibid.
25. — On some parasitic protozoa from Ceylon. Spolia zeylanica. Vol. VII. 1910.
26. J. Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde. 3. Aufl. Jena. G. Fischer. 1911.
27. — und O. Koehler, Überblick über den Stamm der Protozoen. In: Handbuch der path. Mikroorg. v. Kolle und Wassermann. 2. Aufl. Jena. G. Fischer. 1912.
28. G. Entz jun., Cytologische Beobachtungen an Polytoma uvella. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges. 1913.

29. A. Foà, Ricerche sulla riproduzione dei Flagellati. II. Processo di divisione delle Triconinfe. Rend. d. R. Accad. dei Lincei. Cl. d. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.
30. — Due nuovi flagellati parassiti. Ibid. Vol. XIV. 1905.
31. S. Frenzel, Leidyonella cordubensis nov-gen. nov. spec. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.
32. H. Gläser, Untersuchungen über die Teilung einiger Amoeben. Arch. f. Protist. Bd. XXV. 1912.
33. B. Grassi, Intorno ad alcuni protisti endoparassitici etc. Atti d. Soc. Ital. di sc. nat. Vol. XXIV. 1882. (Dasselbe in französ. Sprache in: Arch. Ital. de Biol. T. III. 1883.)
34. — Intorno ad alcuni protozoi parassiti delle Termiti. Atti d. Accad. Gioenia di Sc. nat. di Catania. Vol. XVIII. 1885.
35. — Morfologia e sistematica di alcuni protozoi parassiti. Atti d. R. Accad. dei Lincei. Vol. IV. 1888.
36. — e A. Foà, Ricerche sulla riproduzione dei flagellati. I. Processo di divisione delle Joenie. Rend. d. R. Accad. dei Lincei. Cl. sc. fis., mat. e nat. Vol. XIII. 1904.
37. — — Intorno ai protozoi dei termitidi. Ibid. Vol. XX. 1911.
38. — e A. Sandias, Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Con un appendice sui Protozoi parassiti dei Termitidi ecc. Atti d. Accad. Gioenia di sc. nat. di Catania. Ser. IV. Vol. VI e VII. 1893/94. (Dasselbe in englischer Sprache in: Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXXIX, XL. 1896.)
39. Cl. Hamburger, Über einige parasitische Flagellaten. Verh. Naturhist.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. XI. 1911.
40. M. Hartmann, Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Trichonymphiden. Festschr. z. 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. I. 1910.
41. — Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre. Jena. G. Fischer. 1911.
42. — und C. Chagas, Flagellatenstudien. Mem. Inst. Osw. Cruz. Bd. II. 1910.
43. — und H. Schüssler, Flagellata. In: Handwörterbuch d. Naturwiss. Bd. III. Jena. G. Fischer 1913.
44. M. Heidenhain, Plasma und Zelle. 2. Lfg. Jena. G. Fischer. 1911.
45. A. P. Jameson, A new Phytoflagellate (Parapolytoma satura n. g., n. sp.) etc. Arch. f. Protist. Bd. XXXIII. 1914.
46. C. Janicki, Untersuchungen an parasitischen Flagellaten. I. Teil: Lophomonas blattarum Stein, L. striata Bütschli. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCV. 1910.
47. — Zur Kenntnis des Parabasalapparats bei parasitischen Flagellaten. Biol. Centralbl. Bd. XXXI. 1911.
48. — Bemerkungen zum Kernteilungsvorgang bei Flagellaten, namentlich bei parasitischen Formen. Verh. Naturforsch. Ges. Basel. Bd. XXIII. 1912.
49. — Paramoebenstudien. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. CIII. 1912.
50. V. Jollos, Bau und Vermehrung von Trypanoplasma helicis. Arch. f. Protist. Bd. XXI. 1911.
51. — Studien über parasitische Flagellaten. I. Monocercomonas cetoniae n. sp. Ibid. Bd. XXIII. 1911.

52. V. Jollos, Darmflagellaten des Menschen. In: Handbuch der pathog. Mikroorg. 2. Aufl. Bd. VII. Jena. G. Fischer. 1913.
53. S. Kent, A Manual of the Infusoria. London 1880—82.
54. M. Kuczynski, Untersuchungen an Trichomonaden. Archiv für Protist. Bd. XXXIII. 1914.
55. A. Kühn und W. v. Schuckmann, Cytologische Studien an Trypanosomen. Zool. Jahrb. Suppl. XV. Bd. II (Festschrift f. Spengel). 1912.
56. J. Leidy, On Intestinal Parasites of Termes flavipes. Proc. Acad. of Natural Sc. of Philadelphia. 1877.
— The Parasites of Termites. Journ. of Acad. nat. sc. Philadelphia. Vol. VIII. 1881.
57. D. L. Mackinnon, Studies on Parasitic Protozoa I. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LIV. 1913.
58. — Studies on Parasitic Protozoa II. Ibid.
59. C. H. Martin, A Note on the Protozoa from Sick Soils, with some Account of the Life-Cycle of a Flagellate-Monad. Proc. Roy. Soc. Vol. LXXXV. 1912.
60. — Further Observations on the intestinal Trypanoplamas of Fishes. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol.LIX. 1913.
61. C. H. Martin and M. Robertson, Further Observations on the Caecal Parasites of Fowls, whit Some Reference to the Rectal Fauna of other Vertebrates. Ibid. Vol. LVII. 1911.
62. Fr. Meves, Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.
63. E. A. Minchin, Investigations on the Development of Trypanosomes in Tsetse-Flies and other Diptera. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. LII. 1908.
64. — An introduction to the study of the protozoa with special reference to the parasitic forms. London. Edw. Arnold. 1912.
65. K. Nägler, Ein neuartiger Typus der Kernteilung bei Chilomonas paramaecium. Arch. f. Protist. Bd. XXV. 1912.
66. — Über Kernteilung und Fortpflanzung von Monas gelatinosa. Ibid. Bd. XXVII. 1912.
67. B. Parisi, Su alcuni flagellati endoparassiti. Arch. f. Protist. Bd. XIX. 1910.
68. Fr. Poche, Das System der Protozoa. Ibid. Bd. XXX. 1913.
69. J. F. Porter, Trichonympha, and other Parasites of Termes flavipes. Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge, Mass. Vol. XXXI. 1897.
70. S. v. Prowazek, Flagellatenstudien. Arch. f. Protist. Bd. II. 1903.
71. — Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamte. Bd. XXII. 1905.
72. Ed. Reichenow, Untersuchungen an Haematococcus pluviatilis nebst Bemerkungen über andre Flagellaten. Ibid. Bd. XXXIII. 1910.
73. M. Robertson and E. A. Minchin, The Division of the Collar-Cells of Clathrina coriacea. Quart. Journ. of micr. Sc., Vol. LV. 1910.
74. F. Rosenbusch, Trypanosomenstudien. Arch. f. Protist. Bd. XV. 1909.
75. Fr. Schaudinn, Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete. Arb. aus d. Kais. Gesundheitsamte. Bd. XX. 1904.

76. G. Senn, Flagellata, in: Engler und Prantls natürlichen Pflanzenfamilien. Lfg. 202 und 203. Leipzig 1900.
77. — Oxyrrhis, Nephroselmis und einige Euflagellaten, nebst Bemerkungen über deren System. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XCVII. 1911.
78. E. R. Whitmore, Prowazekia asiatica. Arch. f. Protist. Bd. XXII. 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIII.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki.

Fig. 1. Striatur der Pellicula. Nach gefärbtem Präparat. Vergr. 2200.

Fig. 2, Fig. 3. Sogenannte »breitere« Formen. In Fig. 2 die drei Geißeln nicht in ganzer Länge ausgezeichnet. Die Mikrometerschraube ist in beiden Fällen in bezug auf den Parabasalapparat verschieden hoch eingestellt. Flemmingsche Lösung, E.-H. Vergr. 2700.

Fig. 4. Vorderende einer »breiteren« Form; Suspensoriallamelle und Parabasalfaden deutlich dargestellt. Vergr. 2700.

Fig. 5. Eine »reduzierte« Form. Schaudinnsche Lösung. E.-H. Vergr. 2700.

Fig. 6—12. Kernteilung. Flemmingsche bzw. Schaudinnsche Lösung E.-H. Fig. 6. Die Achse der Spindel, welche in einer Furche des Kernes eingebettet liegt, hat die Richtung senkrecht zur Ebene des Papiers. Fig. 10, 11. Teilung des Blepharoblasten. Autonomie der Blepharoblastdesmose gegenüber der Spindel. Vergr. 2700.

Fig. 13. Kernteilung bei der »reduzierten« Form. Flemmingsche Lösung E.-H. Vergr. 3650.

Tafel XIV.

Devescovina striata A. Foà var. *hawaiensis* Janicki.

Fig. 14—17. Vorbereitung zur Plasmateilung und Ausbildung der Achsenstäbe der Tochterindividuen. Schaudinnsche, bzw. Flemmingsche Lösung E.-H. Vergr. 2700.

Parajoenia grassii n. g., n. sp.

Fig. 18—22. Hermannsche Lösung. E. H. Fig. 18, Vergr. 3000; Fig. 19, 21, Vergr. 2700; Fig. 20, 22, Vergr. 3650.

Stephanonympha Silvestrii n. g., n. sp.

Fig. 23, 24. Struktur der Pellicula. Vergr. 3650.

Fig. 23 *a* im Profil } bei der Forma major,
Fig. 23 *b* in der Aufsicht }

Fig. 24 in der Aufsicht bei der Forma minor. Hermannsche Lösung. E.-H.

Tafel XV.

Stephanonympha Silvestrii n. g., n. sp.

Fig. 25. Forma minor. Vergr. 1800.

Fig. 26. Forma major. Vorderende. Vergr. 1200.

Fig. 25, 26. Die Blepharoblaste sind nicht sichtbar. HERMANNsche Lösung. E.-H.

Fig. 27 *a, b, c.* Kerne bzw. Kern mit Parabasalapparat. SCHAUDINNsche Lösung E. H. *a, c* Forma minor, *b* Forma major. Vergr. etwa 4000.

Fig. 28. Forma minor in Kernteilung. An einem Kern ist der Parabasalapparat an den Spindelpolen sichtbar. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Eosin. Vergr. 2700.

Fig. 29. Einzelne Stadien der Kernteilung bei Forma minor. Behandlung wie in Fig. 28. Vergr. etwa 4000.

Calonympha grassii A. Foà.

Fig. 30. Fragment des Körperrandes im Profil mit Kernen im Ruhezustand, Blepharoblasten und Parabasalkörpern. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Fig. 31. Ein Teil des Scheitels in der Aufsicht. Von den Karyo- und Akaryomastigonten sind zur Darstellung gebracht: Kerne und Parabasalkörper; Blepharoblaste bleiben unsichtbar. SCHAUDINNsche Lösung, Haemalaun-Eosin. Vergr. 3650.

Fig. 32. Fragment des Körperrandes. Von den Karyomastigonten sichtbar: Kerne, Parabasalkörper mit stabförmigen Parabasalfäden (?). Blepharoblaste unsichtbar. FLEMMINGsche Lösung (1 Stunde), E.-H.-Eosin. Vergr. 3650.

Fig. 33. Verschiedene Zustände der Kerne (aus verschiedenen Individuen). SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Fig. 34. Fragment des Körperrandes im Profil, die Kerne in Vorbereitung zur Teilung. Behandlung wie in Fig. 33. Vergr. 3650.

Fig. 35. Kernteilungszustände (aus einem Individuum). Behandlung wie in Fig. 33. Vergr. 3650.

Tafel XVI.

Calonympha grassii A. Foà.

Fig. 36. Ein Tier im optischen Schnitt. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H.-Eosin. Vergr. 1500.

Fig. 37. Ein Tier in Totalansicht. Behandlung wie in Fig. 36. Vergr. 2400.

Fig. 38. Ein Tier mit Kernen in Vorbereitung zur Teilung. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 2700.

Fig. 39. Ein Tier mit Teilungszuständen von Karyo- und Akaryomastigonten. Behandlung wie in Fig. 38. Vergr. 2700.

Fig. 40. Ein Karyomastigont in Teilung (die Blepharoblaste bleiben unsichtbar). FLEMMINGsche Lösung. E.-H. Vergr. 3650.

Tafel XVII.

Calonympha grassii A. Foà.

Fig. 42. Aufsicht auf den Scheitel bei tiefer Einstellung (die Akaryomastigonten bleiben in höherer Lage unsichtbar). SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 3300.

Fig. 43. Ein Tier mit fortgeschrittener Teilung von Karyo- und Akaryomastigonten. Behandlung wie in Fig. 42. Vergr. 2700.

Fig. 44. Vorbereitung zur Körperteilung nach vollendeter Teilung der Karyo- und Akaryomastigonten. Behandlung wie in Fig. 42. Vergr. 1800.

Trichomonas batrachorum Perty (*Tr. augusta* Alexeieff?).

Fig. 45. Gesamtansicht. Parabasalapparat. HERMANNsche Lösung. E.-H. Vergr. 2400.

Lophomonas blattarum Stein.

Fig. 46. Gesamtansicht. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Vergr. 2900.

Oxymonas granulosa n. g. n. sp.

Fig. 47. Gesamtansicht. HERMANNsche Lösung. DELAFIELDS Haematoxylin-Eosin.

Fig. 48. Dasselbe. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. (stark gefärbt) Eosin

Fig. 49. Vorderkörper. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H.-Eosin.

Fig. 50, 51 *a, b, c*. Verschiedene Zustände der Kerne. SCHAUDINNsche Lösung. DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 51 *d, e*. Behandlung wie in Fig. 49.

Fig. 52. Vorderkörper. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 47—52. Vergr. 3650.

Tafel XVIII.

Oxymonas granulosa n. g. n. sp.

Fig. 53.—59. Kernteilung. Fig. 53—58. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Eosin. Fig. 59. SCHAUDINNsche Lösung, DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 60, 61. Zweikernige Formen. Fig. 60. Behandlung wie in Fig. 53; Fig. 61 wie in Fig. 59.

Foaina gracilis n. g. n. sp.

Fig. 62. Forma major.

Fig. 63. Dasselbe. Teilungszustand.

Fig. 64. Forma minor. Fig. 62—64 HERMANNsche Lösung, E.-H.

»Form I«.

Fig. 65. SCHAUDINNsche Lösung. E.-H. Eosin.

Fig. 66, 67. SCHAUDINNsche Lösung. DELAFIELDS Haematoxylin, Eosin.

Fig. 68—70. Wie in Fig. 65.

»Form II«.

Fig. 71. Typischer vegetativer Zustand.

Fig. 72.—73 Kernteilungszustände. Fig. 71—73 HERMANNsche Lösung. E.-H. Eosin.

Fig. 53—73. Vergr. 3650.

Der Tracheenverlauf im Flügel der Koleopterennymphe.

Ein Beitrag zur Entwicklung und systematischen Beurteilung des Käferflügelgeäders.

Von

Dr. **Otto Kühne.**

Mit 8 Figuren im Text und Taf. XIX und XX.

Vorwort.

Ich verdanke Herrn Prof. Dr. Müller in Triest und der freundlichen Intervention des Herrn Prof. Dr. Werner in Wien die Anregung und Möglichkeit, vorliegende Untersuchungen am nymphalen Käferflügel, welche vor 10 Jahren gestellt wurden, der Öffentlichkeit zu übergeben. Es ist mir nicht bekannt, daß in der Zwischenzeit ähnliche Arbeiten veröffentlicht worden wären (mit Ausnahme eines der Arbeit nahekommenden Vortrags des hochgeschätzten, leider inzwischen verstorbenen Ganglbauer, »Verhandlungen«, 1909, LIX, 17—26), wenigstens konnte ich solche beim Durchprüfen der betreffenden Zeitschriften nicht finden. Sollte es aber dennoch der Fall sein, dürfte sich Vorliegendes als Ergänzung oder Vorarbeit nicht als überflüssig erweisen und für den Insektenforscher auch heute noch von Interesse sein. Oben genannten Herren sowie Herrn Prof. Dr. Cori an der Zoolog. Versuchsstation in Triest und Herrn L. D. Suringar daselbst sage ich für ihre große Freundlichkeit den herzlichsten Dank.

Triest, November 1914. Dr. Kühne.

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit wurde auf Anraten des Herrn Kustos L. Ganglbauer, welcher schon seit Jahren den Wunsch hegt, die schwierige Frage des Geäders am Käferflügel auf Grund einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung der Tracheenverzweigung im Puppen-

stadium einer Lösung näher zu bringen, ebenso unter Zurateziehung des Herrn Kustos J. HANDLIRSCH, welcher auf dem Gebiete des Insektenflügels im Zusammenhange mit seinen Studien über palaeozoische und mesozoische Insekten viel und eingehend gearbeitet hat, begonnen.

Es war wohl keine leichte Aufgabe, da einesteils das Puppenmaterial im konservierten Zustand nirgends aufzutreiben war und, wie sich später herausstellte, auch nicht mehr brauchbar gewesen wäre, da der Sichtbarkeit der mit Luft gefüllten Tracheen wegen nur frisches Material verwendet werden konnte, so daß es dem Verfasser dieses selbst anheimgestellt blieb, das notwendige frische Material zu verschaffen, d. h. die Puppen der verschiedenen erreichbaren Käfergruppen selbst zu suchen oder zu züchten, was viel Zeit und Mühe in Anspruch nahm.

Den Käferflügel und sein Geäder finden wir allerdings schon bei BURMEISTER und O. HEER bearbeitet und für die Systematik in Betracht gezogen, aber eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Tracheenverzweigung mangeln, und selbst bei den beiden Amerikanern COMSTOCK und NEEDHAM, welche den Insektenflügel und die Entwicklung seines Geäders am ausführlichsten behandeln, finden wir den Käferflügel sehr kurz behandelt; nur die Tracheenverzweigung eines nymphalen Cerambycidenflügels ist in zwei Zeichnungen geboten[1], worauf wir später noch zurückkommen werden.

Der Grund dafür liegt, wie schon oben erwähnt, in der schwierigen Beschaffung genügenden Materials, in der Empfindlichkeit der Larven und Puppen, die des kurz andauernden Puppenstadiums wegen auch schwerer zu finden sind und künstlich gezüchtet häufig vertrocknen oder infolge von Insektenstichen absterben. Und gelingt es wirklich einmal, einige Käfer von der Larve ab zu ziehen, so sind oft gerade die Flügel defekt, ein Umstand, den auch der Schmetterlingszüchter bei unvorsichtiger Behandlung der Puppen oft wahrnehmen kann.

Darum war es auch trotz aller Mühe im Suchen und Züchten nicht möglich, in der gegebenen Zeit die Puppen zahlreicher Käfergruppen zu untersuchen, was aber, wie wohl mit Gewißheit behauptet werden kann, der gestellten Aufgabe kaum Abbruch getan hat. Wir heben dabei hervor, daß es uns in dieser vorliegenden Abhandlung lediglich um die Klarstellung der Tracheen im Puppen-

[1] Vgl. J. H. COMSTOCK an J. G. NEEDHAM: »The wings of insects« in »The American Naturalist« vol. XXXII, p. 562, 563. — S. 700 dieser Arbeit.

flügel des Käfers zu tun ist, wobei wir die erst später aus den Tracheen hervorgehenden Adern, welche das sogenannte Netz oder Gerüst des Imagoflügels bilden, nicht mehr behandeln, sondern dieselben nur, wo es die Analogie oder der Puppenmangel erheischt, herbeiziehen.

Wohl nicht zur Aufgabe gehörig, aber auch nicht überflüssig dürften die bei den einzelnen Käfern über Fundort, Zeit usw. in Notizform gegebenen Anmerkungen sein.

Methode der Untersuchung.

Auch das Behandeln der in Formol (4%) gehärteten Puppe (je nach der Größe des Objektes einige Stunden oder mehrere Tage) und das Besichtigen unter dem Mikroskop war nicht so einfach. Allerdings ging infolge der weichen Beschaffenheit frischer, noch nicht chitinisierter Puppen das Einbetten in Paraffin und Schneiden mit dem Mikrotom leicht vonstatten, mehr Schwierigkeit jedoch bot das Lostrennen des Vorder- und Hinterflügels von einander und beider von dem Thorax, da der einzelne Flügel ungemein zart wie ein feines Hautsäckchen dem Rumpfe sich anschließt, dabei aber nicht glatt in einer Ebene, sondern dachförmig gebogen (Bildung der Epipleuren der Elytren) anliegt, darum beim Ausbreiten am Objektträger und Auflegen des Deckgläschens, besonders wenn das Formol das Objekt zu spröde gemacht hatte, gerade am Basalteile leicht sprang und eine genaue Untersuchung vereitelte. Das Freilegen der Tracheen, wie es Enderlein beim Lepidopterenflügel anwandte[1], war trotz verschiedener Versuche unmöglich. Außerdem galt es, um teils den Ursprung der einzelnen Tracheen, wenigstens die Zugehörigkeit zu einer der beiden Tracheengruppen deutlich zu erkennen, teils aber auch das Ausströmen der Luft und Eindringen von Flüssigkeit in dieselben zu verhindern, was sofortige Unkenntlichkeit der Tracheen zur Folge hatte, auch ein Stückchen vom Thorax mitzunehmen, womit eine Verletzung der Tracheenwurzel vermieden werden konnte. Gelang nun der Versuch, so konnte man bei auffallendem Lichte die Tracheen als silberhelle Fäden, bei durchfallendem Lichte als dunkle Linien deutlich erkennen, zugleich sah man schon bei einfacher Vergrößerung (Nr. 3 des Reichertschen Objektivs) die den Tracheen eigene spiralig verdickte Wandung (in den Zeichnungen darum meist wiedergegeben), so daß eine Verwechslung mit sonstigen sekundären Gebilden am Flügel (Chitinleisten, sekundär entstandene Rippen) nicht möglich war.

[1] Vergl. G. Enderlein. Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus*. Jena 1902. S. 5.

Gegenstand der Untersuchung.

Die Untersuchungen galten naturgemäß hauptsächlich der Tracheenverteilung im Hinterflügel des Käfers, doch wurde auch als Vergleich und Erklärung der Vorderflügel (Elytron, Deckflügel), über dessen Entwicklung, Wachsen und Skulpturbildung, da noch wenig beachtet, mancherlei zu bearbeiten wäre, herbeigezogen, wobei sich die schon in den Untersuchungen von Comstock und Needham[1] beseitigte Behauptung Fr. Meinerts:[2]

> »Die Elytren seien keine Flügel, sondern erweiterte Paraptera (Patagia) des Mesothorax, worauf teils die Verschiedenheit der Struktur beider Flügel, teils auch der Hinweis führe, daß die Paraptera des Mesothorax bei den Lepidopteren eine auffallende Ähnlichkeit zu den Elytren haben, bei einzelnen Käfern aber noch die Vorderflügelrudimente zu finden seien«,

als vollständig irrig erwies.

Ebenso unrichtig ist die Ansicht Hagens[3], »es seien die Elytren nur dem hornigen Basalteile des Flügels analog«. Denn wenn auch in der Verzweigung des Geäders des Vorderflügels eine Abweichung von der des Hinterflügels wahrzunehmen ist, ist doch die Entwicklung beider Flügel eine ganz gleiche, wie dies an jeder Käfergruppe deutlich zutage tritt, so daß wir es mit homodynamen Organen[4] zu tun haben, die Elytren nichts andres sind als durch Nichtgebrauch, durch Anpassung als Schutzvorrichtung modifizierte Flügel.

Das Weitere über die Tracheenverteilung in den Elytren in den Untersuchungen selbst, in welche wir diese schon auch anderweitig[5] festgestellte Tatsache nicht hineinnehmen wollten.

Besprechung der wichtigsten Vorarbeiten.

Es kann nicht unsere Aufgabe sein, das Ergebnis der gemachten Vorstudien über den Insekten- bzw. Käferflügel und sein Geäder in einem besonderen geschichtlichen Teile hier wiederzugeben, auf die verschiedenen Versuche einzugehen, die Verwirrung in der Nomenklatur

[1] Vgl. »The American Naturalist« vol. XXXII, p. 562—3.
[2] Vgl. »Entomol. Tidskrift«, 1880, p. 168.
[3] Vgl. Stettin. entomolog. Zeitschrift, 1870, S. 320.
[4] Vgl. Comstock und Needham, Vol. XXXII, S. 85.
[5] Vgl. Comstock und Needham, Vol. XXXII, S. 561 ff.

der Geäderfrage[1] zu beseitigen; in wenigen Worten nur sei das Wichtigste über den Flügel und seine Entwicklung hervorgehoben, um dann auf die Besprechung der beiden wichtigsten Vorarbeiten, welche allein für unsere Aufgabe von namhafter Bedeutung sein können, überzugehen.

Der Insektenflügel ist, wie schon BURMEISTER[2], später aber eingehend V. GRABER[3] in seinen ausgezeichneten Ausführungen über die Flügelentwicklung sagt, eine bleibende Hautfalte, eine Hautausstülpung, mit den entsprechend gelegenen Partien des Brustmuskelsystems in engster Beziehung. Diese blattartige Hautausstülpung ist als ein zu den Extremitäten des Thorax völlig neu hinzugekommener Rückenanhang anzusehen, welcher, wie schon F. MÜLLER, der die Tracheenkiemen bei jungen, an feuchten Orten lebenden Termiten untersuchte[4], wie weiter BURMEISTER, OKEN, LANDOIS, PALMÈN, GEGENBAUER u. a. darlegten, noch bei den niederen Formen als Respirationsorgan fungiert, bei dem eigentlichen Insekt aber zum Flugwerkzeug geworden ist[5].

In diese Flügel, deren vorderes Paar bei den Käfern zu den sogenannten Elytren sich herausgebildet hat, d. h. zu erhärteten, chitinisierten, als Schutzorgan fungierenden Flügeldecken, während nur das hintere Paar als eigentliches Flugwerkzeug dient (bei einigen Käfern auch fehlend), ziehen sich nun, so lange sich das Insekt im nymphalen Zustand befindet und die Flügel noch nicht durch Chitinisierung erhärtet sind, die Tracheen, in den Hauptstämmen mit dem Brustkasten zusammenhängend[6], später jedoch bei der Imago die sogenannten Adern (costae, neurae, venae) bildend, welche in ihren Hauptstämmen dem Verlauf der vorhergehenden Tracheen folgen[7].

Nun war es aber in den weiteren Arbeiten über das Flügelgeäder, deren kurzen Überblick — da bei COMSTOCK und NEEDHAM[8], ebenso bei ENDERLEIN[9] angegeben — wir übergehen, ein großer Fehler und

[1] Vgl. weiter unten.

[2] Vgl. H. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, Bd. I, 1832, S. 263 bis 267.

[3] Vgl. V. GRABER, »Die Insekten«, 2 Bände, 1877. Bd. I, S. 188.

[4] Vgl. GRABER l. c. S. 88.

[5] Vgl. G. ENDERLEIN, l. c., S. 30.

[6] Vgl. G. ENDERLEIN, a. a. O.

[7] Vgl. C. SEMPER, »Über die Bildung der Flügel, Schuppen, Haare bei den Lepidopteren«. S. 328. (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VIII, 1857.)

[8] »The American Naturalist« vol. XXXII, p. 81/82.

[9] Vgl. G. ENDERLEIN, l. c. S. 28—34.

darum ein aussichtsloses Unternehmen, die Nomenklatur des Flügelgeäders ins reine zu bringen, da immer nur die Venenverteilung[1] des Imagoflügels ins Auge gefaßt, nicht aber im Zusammenhange mit der Tracheenverteilung des nymphalen Flügels in Untersuchung genommen wurde.

Erst den beiden Amerikanern COMSTOCK und NEEDHAM[2], welche man als die Bahnbrecher in der Lösung der Flügelgeäderfrage bezeichnen kann, gebührt das Verdienst, auf Grund der Untersuchungen des nymphalen Insektenflügels und seiner Tracheenverteilung den Weg zur Lösung gewiesen zu haben. Es sei darum auf ihre, im »American Naturalist« veröffentlichten Arbeiten, soweit selbe auch für unsere Aufgabe von grundlegender Bedeutung sind und zum Verständnis derselben dienen, näher eingegangen.

(Wir heben dabei nur die nackten Ergebnisse hervor; Hinweise auf die eigenen Befunde seien nur in Klammern angedeutet, eine Auseinandersetzung in die eigenen Untersuchungen geflochten.)

Die Untersuchungen COMSTOCKS und NEEDHAMS beziehen sich auf den Insektenflügel im allgemeinen. In zahlreichen einzelnen Abhandlungen bieten sie eine Menge von Zeichnungen, sogar photographischer Wiedergaben nymphaler Insektenflügel, in denen der Verlauf der Tracheen deutlich zu erkennen ist. Dabei führen sie nach kurzer Einleitung über die Präparation und den geschichtlichen Überblick über die bisherigen Untersuchungen und Irrungen in der Hauptsache Folgendes aus:

Um in der Beurteilung des Flügelgeäders bei dem entwickelten Insekt zu einer Klarheit zu kommen, ist es notwendig, die Tracheen der Nymphen zu untersuchen, da die Hauptvenen im allgemeinen den Verlauf der vorhergehenden Tracheen innehalten.

Doch muß es nicht immer der Fall sein, daß eine Trachee der Venenbildung vorangehe, da z. B. in den meisten Fällen die Queradern ohne Trachee sekundär entstehen. Die Tracheen selbst verlaufen in geraden Linien, während die entsprechenden Venen eckig und unregelmäßig sein können, ja oft auch die Bahn der Tracheen verlassen, zusammenrücken und sich vereinigen, so daß also zwei Tracheen scheinbar nur eine Vene bilden. Der Grund dieser Veränderung liegt in dem Gebrauch bzw. Nichtgebrauch des Flügels; denn während die Tracheen

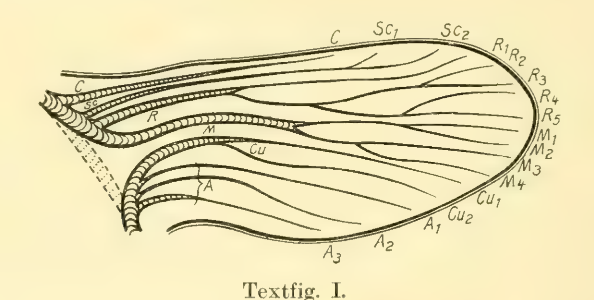
---

[1] Wir halten uns an die Bezeichnung »venae«, welche BURMEISTER für die allein berechtigte hält.

[2] Vgl. »The American Naturalist«, B. XXXII—XXXIII.

des Puppenflügels nur der Luftzufuhr dienen und darum auch gleichmäßig verteilt den Flügel durchziehen, hat die Vene eine mechanische Aufgabe zu erfüllen, dient als Stütze und es ist eine Veränderung ihrer trachealen Anlage, ein Zusammenrücken nach dem oberen und unteren Teil des Flügels, ein Verschmelzen infolge Verstärkung oder Gelenksbildung, da zum Fluggebrauche erforderlich, nur erklärlich. In diesem Umstand aber liegt die Schwierigkeit, die Venen beim Imagoflügel ihrer ursprünglichen Lage gemäß zu unterscheiden.

Um nun alle Insektenflügel einer einheitlichen Beurteilung unterziehen zu können, wurde mit dem Hinweise, daß alle geflügelten Insekten von einem Urinsekt abstammen, als typische Form des Urflügels folgendes Schema gefunden:



Textfig. I.

Für die Bezeichnung der Tracheen wurde die schon von Redtenbacher[1] adoptierte Nomenklatur beibehalten:

Costa (*C*), Subcosta (*Sc*),
Radius (*R*), Media (*M*),
Cubitus (*Cu*), Analis (*A*),

die Äste der einzelnen Stämme mit Zahlen bezeichnet.

Dabei führen Comstock und Needham über die sechs Haupttracheen folgendes aus:

Die *C*[2] erstreckt sich als Vene mehr oder weniger bis zum apicalen Teile des Flügels, ist als Trachee fast immer sehr reduziert, woraus auch zu erklären ist, daß sie von den meisten Beschreibern übersehen und ihre Existenz geleugnet wurde. Jedenfalls ist sie als

[1] Vgl. J. Redtenbacher, »Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten« (Annalen des k. k. nat.-hist. Hofmuseums, Bd. I, Heft 3. 1886).

[2] Vgl. »The American naturalist«, vol. XXXII, p. 86.

Trachee in vielen Insektenflügeln verloren gegangen und nur noch als Vene vorhanden[1].

Die *Sc*[2] verläuft parallel und in geringer Entfernung von der *C* und gabelt sich bisweilen.

Der ***R*** ist die hervorragendste Trachee der oberen Flügelhälfte und geht in der typischen Urform in fünf Ästen aus, während der Hauptstamm in zwei Gabeln verläuft, deren zweite wir als Radialsektor (***Rs***) bezeichnen.

Die *M*, welche nach Comstock und Needham noch der oberen Gruppe angehört, geht in drei oder vier Äste aus.

(Die Untersuchungen am Käferfliegel werden zeigen, daß die ***M*** der unteren Gruppe angehört und die starke Verzweigung nicht aufweist.)

Der *Cu* ist durch eine auffallende Gabelung ausgezeichnet (auch bei den Käfern), die *A* sind an der Zahl drei und verlaufen einfach.

Die Tracheen entspringen an zwei verschiedenen Stämmen, und zwar gehören *C*, *Sc*, ***R*** und *M* dem dorsalen Seitentracheenstamm (»dorsal longitudinal trachea«) an und bilden die Costoradialgruppe, während dem ventralen Seitentracheenstamme mit *Cu* und *A* die Cubitoanalgruppe zugehört.

Beide Tracheengruppen sind in einzelnen Insektenordnungen durch eine Quertrachea verbunden (»transverse basal trachea«), doch ist selbe so schwer von den beiden Hauptstämmen abzugrenzen, daß sie oft alle drei als ein Stamm erscheinen, dem die Tracheen entspringen. Wo nun diese Quertrachee vorhanden ist, hat die Trachee, welche der Media vorausgeht, die Tendenz, sich von der oberen Gruppe zu entfernen und sich der Cubitoanalgruppe zu nähern[3], ja mit ihr ganz zu vereinen (eine Wahrnehmung, welche wir bei den Käfern bestätigt finden werden)[4].

Nachdem Comstock und Needham noch auf die Abweichung der meisten Insektenflügel vom hypothetischen Urflügel, auf die Modifikationen, welche in der Verteilung der Venen eintreten können, hingewiesen haben, wird auf die spezielle Untersuchung der Flügel der einzelnen Insektenordnungen übergegangen, welche zu behandeln nicht unsere Aufgabe sein kann. Nur wo ein Vergleich oder analoger Fall

[1] Vgl. Enderlein, a. a. O., S. 16, ebenso die eigenen Untersuchungen am Käferflügel (siehe S. 713).

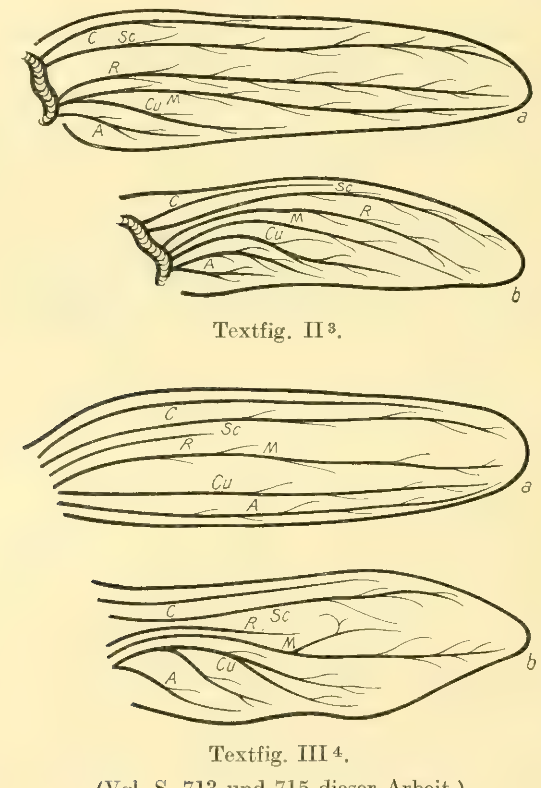
[2] Wir meinen mit *Sc*, ***R*** usw. immer nur die Trachee.

[3] Dasselbe stellen Comstock und Needham auch für den R fest (Acrididae), vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 88/89.

[4] Vgl. S. 711 der Arbeit.

angezeigt ist, soll gelegentlich darauf hingewiesen werden. Für uns kann nur der Koleopterenflügel von Interesse sein, den die beiden Forscher in Kapitel III ihrer Veröffentlichungen behandeln[1].

Nach einer Erörterung über Deck- und Hinterflügel, welche wir schon anderweitig behandelt haben[2], bringen sie die Zeichnungen zweier Cerambycidenflügel, welche des Vergleiches wegen mit den eigenen Ergebnissen hier wiedergegeben seien:



Textfig. II[3].

Textfig. III[4].
(Vgl. S. 713 und 715 dieser Arbeit.)

Vor allem muß hier die große Abweichung von dem hypothetischen Urflügel[5] auffallen, welche in beiden Flügeln hervortritt. Auch COMSTOCK und NEEDHAM weisen besonders im Vorderflügel auf diese Ab-

[1] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 561—565.
[2] Vgl. S. 695 der Arbeit.
[3] »The American Naturalist, vol. XXXII, p. 562.
[4] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 562.
[5] Vgl. S. 698 der Arbeit.

weichung hin, die Ursache dafür im Nichtgebrauch der Elytren findend. Die Tracheen der Elytren verlaufen gerade gestreckt, in der Zahl von fünf bis sechs und weisen keine Gabelung auf[1], auch die Analader ist hier einfach[1], was in der geraden Rückenlinie des Deckflügels begründet ist.

Mit diesen nach eigenem Geständnis (»we have examined, however, a comparatively small series of coleopterous pupae«) sehr geringen Angaben schließen COMSTOCK und NEEDHAM ihre Untersuchungen am Koleopterenflügel. Es soll nun unsre Aufgabe sein, dieses Kapitel zu erweitern und durch Herbeiziehung anderer Käferflügel eine Richtigstellung der entschieden falsch angegebenen Tracheen zu versuchen.

Zuvor aber erscheint es noch von Wichtigkeit, der zweiten, in neuerer Zeit erschienenen Arbeit über die Tracheenverteilung im Puppenflügel Erwähnung zu tun. Es ist dies die Untersuchung G. ENDERLEINS am nymphalen Lepidopterenflügel[2].

ENDERLEIN sucht die einseitige Hemmungsbildung im Flügel bei *Telea polyphemus* zu erklären und hat nun, um die inneren Ursachen aufzudecken, unter anderem auch eine genaue Untersuchung des Tracheenverlaufes vorgenommen. Dabei ist es ihm nach vorsichtigem Präparieren gelungen, den seitlichen Haupttracheenstamm mit seiner Verzweigung in die Flügel bloßzulegen und somit ein genaues Bild der Wurzel und des Verlaufes der einzelnen Tracheen wiederzugeben. Ein ähnliches Vorgehen beim Käferflügel erwies sich als unmöglich, die klar ersichtliche Gruppierung aber im Flügel der Käfergruppe fand auf Grund der ENDERLEINschen Untersuchungen am Schmetterling ihre deutliche Erklärung.

Auch ENDERLEIN nimmt in jedem Flügel zwei, und zwar genetisch getrennte[3] Tracheensysteme an und unterscheidet

1. einen radialen,
2. einen medianen Flügeltracheenstamm.

Der radiale Vorderflügelstamm, der seinen Namen nach der Haupttrachee führt, entspringt dem Prothorakalstigma und spaltet sich eine Strecke innerhalb von der Flügelbasis in drei Äste: C, *Sc*,*R*.

Die *C* ist beim Schmetterling als Trachee sichtbar, wenn auch

---

[1] Vgl. Fig. 5 und 7 der eigenen Untersuchungen.

[2] G. ENDERLEIN, »Über eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus*. Jena 1902.

[3] Die Untersuchung ENDERLEINS betreffend die Tracheenwurzel ist eine viel eingehendere als die der beiden Amerikaner.

sehr zart und dünn angelegt, und konnte darum leicht übersehen werden.

Ihr nahe liegt die im Schmetterlingsflügel ungegabelte *Sc*.

Der *R* ist ausgezeichnet durch eine Gabelung; während der hintere kleine Ast einfach verläuft, bildet der vordere noch weitere Gabeln und erstreckt sich bis an den apicalen Rand des Flügels.

Der mediane Vorderflügelstamm entspringt (gemeinschaftlich mit dem radialen Hinterflügelstamm) der Mitte des zwischen Prothorakalstigma und ersten Abdominalstigma gelegenen Teils des Lateralstammes und ist mit dem radialen Vorderflügelstamm durch eine gebogene Commissur verbunden. Er besteht aus *M*, *Cu*, *A*.

Der *M*, welche sich etwa in der Mitte gabelt, folgt der in zwei Äste ausgehende *Cu*, welche ohne weitere Gabelung den Außenrand erreichen. Dann folgt die beim untersuchten (ob bei allen Schmetterlingen?) Schmetterling zweiästige *A*.

Von ihr isoliert unterscheidet Enderlein noch zwei sogenannte Axillaradern, welche sich als zwei dünne Tracheenäste in den Flügel ziehen.

Analog dem Tracheenverlauf im Vorderflügel finden wir im Hinterflügel den radialen Hinterflügelstamm[1] mit *C*, *Sc*, *R*.

Wichtig erscheint uns hier die bedeutend schwächere *C* (im Koleopterenflügel meist ganz verschwunden) und der durch starke Gabelung ausgezeichnete *R*.

Der mediane Hinterflügelstamm entspringt dem ersten Abdominalstigma und ist ebenso wie im Vorderflügel, mit dem radialen Hinterflügelstamm durch eine Quercommissur verbunden. In seinen drei typischen Tracheen zeigt er keine Abweichung vom medianen Vorderflügelstamm und weist auch hier zwei Axillartracheen auf.

Hervorgehoben sei, was wir übrigens auch bei Comstock und Needham betont finden, daß sowohl im Vorderflügel wie im Hinterflügel »mit der Ausbildung des imaginalen Flügels die *M* nebst der Basis ihrer Gabelung allmählich verschwindet« (eine Wahrnehmung, die uns auch im Käferflügel auffallen wird). Der Grund dafür liegt in dem Zusammenrücken der Adern und der Verbindung der Äste, welche vom medianen Hauptstamme aus einer Luftzufuhr nicht mehr bedürfen und somit die *M* überflüssig machen.

Vergleichen wir nun die Ergebnisse Comstocks und Needhams für den Insektenflügel im allgemeinen mit denen Enderleins für den

[1] Er entspringt gemeinschaftlich mit dem medianen Vorderflügelstamm (s. oben).

Schmetterlingsflügel im besonderen, so werden wir wohl in der allgemeinen Charakteristik der sechs Haupttracheen die gleichen Resultate, für die Gruppierung dieser Haupttracheen jedoch eine Abweichung finden, da die Media von der Costoradialgruppe gelöst der Cubitoanalgruppe (dem medianen Flügeltracheenstamm ENDERLEINS) angehört; dagegen kennen COMSTOCK und NEEDHAM keine Axillaradern[1].

Der Tracheenverlauf im Flügel der Koleopterennymphe.

Es erscheint angezeigt, nicht Vorder- und Hinterflügel gleichzeitig der Untersuchung zu unterziehen, sondern beide getrennt zu behandeln, um dann zum Schlusse das Ergebnis aus beiden auf den Käferflügel ziehen zu können. Wir betrachten zuerst den Käfer-Vorderflügel.

Die ersten und eingehendsten Studien vorliegender Untersuchungen wurden an den Puppen des Mehlkäfers (*Tenebrio molitor* L.) gemacht, wozu eine seit Jahren instandgehaltene Zucht schon im April genügend Material lieferte, so daß eine genaue Untersuchung des Geäders in den verschiedenen Altersstadien der Puppe, ebenso des noch ungefärbten Käfers, möglich war. Die zur Verpuppung reifen Larven wurden in ein Kästchen gegeben, wo ihre Entwicklung deutlich beobachtet werden konnte. Nach 2—3 tägigem ruhigen Liegen in fast steifem Zustande, etwas eingebogen, zerrissen plötzlich vom Kopfe angefangen in der Mittellinie des Rückens die drei Thorakalsegmente und aus der zurückbleibenden Larvenhülle wand sich die schneeweiße Puppe heraus, besonders in den ersten Stunden lebhaft und empfindlich, mit der Zeit infolge der eintretenden Chitinisierung an Lebhaftigkeit nachlassend.

Nach vorsichtiger Lostrennung des mehr oder weniger chitinisierten Vorderflügels der Puppe vom Thorax ergab sich nun unter dem Mikroskop, wie Fig. 1—3 zeigen, das deutliche Bild der in zwei Gruppen gesonderten Tracheen, jede Gruppe aus drei Tracheen bestehend, in den verschiedenen Altersstadien verschieden stark oder schwach, lang oder verkürzt ausgebildet. Die Annahme der Sechszahl, wie sie schon O. HEER[2] erkannte, ebenso die der Zweigruppierung, wie sie schon HAGEN[3] konstatierte, lag hier deutlich vor[4].

---

[1] Vgl. damit das Ergebnis am Käferflügel.

[2] Vgl. O. HEER: »Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und Radoboj«. 1847.

[3] Vgl. Dr. HAGEN: »Die rationelle Benennung des Geäders in den Flügeln der Insekten« (Stett. entomolog. Zeitschr., 1870, S. 316ff.).

[4] Vgl. W. L. TOWER, »The origin and development of the wings of coleoptera«, Zool. Jahrb., Bd. XVII, H. 3, 1903; vgl. auch S. 11 und 14 d. A.

Die Tracheen verlaufen gerade gestreckt in der Längsrichtung des Flügels und lassen über ihre Deutung einen Zweifel nicht aufsteigen.

Die erste Tracheengruppe, welche die obere Elytrenhälfte versorgt, besteht aus *C*, *Sc*, *R* und deutlich sehen wir sie mit ihrer spiralig verdickten Wandung. Die *C* reicht fast bis an den Rand des Flügels und biegt hier nach hinten um (Taf. XIX, Fig. 2 und 3); die *Sc* ist kürzer, während der *R* noch reduzierter erscheint.

Die gleiche Tracheenverteilung finden wir in der unteren Gruppe des Oberflügels. Hier haben wir die beim Käferflügel stets ungegabelte (zum Unterschiede vom *Cu*, wenn auch am apicalen Teile mit Ästen versehen) kürzere Media, eine Wahrnehmung, welche uns besonders im Hinterflügel entgegentreten wird, und als Charakteristikum der Käferflügel-Media gelten kann. Besonders stützt der noch sackförmige Vorderflügel (Taf. XIX, Fig. 1) das soeben Gesagte; hier konnten luftführende Tracheen noch nicht wahrgenommen werden, doch ließen sich deren Bahnen deutlich verfolgen (»The venation of the wings preceeds their tracheation and that the course of the main tracheae are determined by the course of the preexisting veins«)[1]. Es folgt auf die *M* der kräftig entwickelte *Cu* und die ansehnliche *A*, im Vorderflügel gewöhnlich (nicht immer)[2] einästig. Von den Tracheen ziehen sich kleine Ästchen nach allen Seiten in die Elytren hinein.

Dieselbe Verteilung und Zweigruppierung zeigen die Untersuchungen an den Elytren anderer Käfer. Wir betrachten den Vorderflügel von *Cantharis* (Taf. XIX, Fig. 5—7), bei welchem es gelungen war, auch die Tracheenwurzel zu erkennen, und welcher somit ein besonders deutliches Bild darbietet.

> Die Puppen von *Cantharis* L. wurden in den letzten Tagen des April in Rosen- und Gemüsebeeten gefunden. Die Puppe liegt ohne Hülle oder Höhle in der lockeren Erde und ist durch ihre Rosafärbung auffallend.

Auch hier haben wir in der oberen Gruppe *C*, *Sc*, *R*. Während erstere beiden Tracheen keine besonderen Merkmale aufweisen, finden wir bei dem *R* den für ihn charakteristischen Ramus (Radialsektor), welcher gegen den apicalen Teil des Flügels vom *R* entspringt und nach unten abbiegt.

Schon Comstock und Needham wiesen in ihrem schematischen

---

[1] »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 563.

[2] Vgl. S. 700 dieser Arbeit.

Urflügel[1] auf diesen *Rs* hin, und wenn sie ihn auch für die Käferelytren nicht anführten[2], dieser *Rs* auch bei *Tenebrio*, *Rhizotrogus* (Fig. 8), *Platynus* (Fig. 10, 11) nicht zu sehen war, so finden wir seine Spur doch bei *Aromia moschata* (Taf. XIX, Fig. 4), ein Zeugnis, daß die weicheren Flügeldecken, wie wir solche bei *Aromia* und Cantharidae finden, in ihrer Tracheenbildung von der der ursprünglichen Flügel noch weniger abgewichen sind als die sich erhärtenden.

Ebenso finden wir in der unteren Gruppe die *M* (Taf. XIX, Fig. 5 und 7 schwach, Fig. 6 stärker ausgebildet); wir sehen den starken *Cu*, an der Spitze sich verästelnd, und die *A*. Schon O. Heer und, wie der geschichtliche Überblick zeigt, Comstock und Needham nahmen die Dreizahl der Analadern an. In dem weichen Cantharidenelytron finden wir, wenn auch nicht regelmäßig, diese Dreizahl noch vorhanden, Fig. 5 auseinander entspringend, Fig. 6 mehr an der Wurzel gesondert; Fig. 7 zeigt nur eine einfache *A*. Daß die *A* der Käferelytren immer einfach verlaufe, wie Comstock und Needham angeben[3], kann somit für die weiche Flügeldecke von *Cantharis* nicht gelten, sondern wir finden auch hier eine Stütze der oben aufgestellten Behauptung von dem Hervortreten der typischen Urform.

Wenden wir unser Augenmerk noch zwei Käferelytren zu, dem Vorderflügel eines Lamellicorniers (Taf. XIX, Fig. 8)

(*Rhizotrogus* [?], gefunden am 9. Juni unter Rasen, gelbbraun und lebhaft),

so finden wir die gleiche deutliche Zweigruppierung, eine Deutung außer Zweifel lassend, ebenso dem Vorderflügel eines noch nicht durch Chitinisierung hart gewordenen Laufkäfers (Adephagentypus), z. B. *Platynus* (Taf. XIX, Fig. 10 und 11), so sehen wir die Tracheenverteilung in ziemlich gleichmäßigem Abstande, die Tracheen langgestreckt und gleichwertig, die untere Gruppe mit drei, die obere mit zwei Tracheeen versehen, die *C* wahrscheinlich infolge der Epipleurenbildung erstickt.

Etwas abweichend von den Elytren, die wir bis jetzt in Betracht gezogen haben, erwies sich der Tracheenverlauf im Vorderflügel von *Aromia moschata* L. (Taf. XIX, Fig. 4), also an einem Cerambycidenflügel.

---

[1] Vgl. S. 698 dieser Arbeit.
[2] Vgl. S. 700 dieser Arbeit.
[3] Vgl. S. 699 dieser Arbeit.

Die *Aromia*-Puppen wurden in der zweiten Hälfte des Mai aus einer gefällten Weide genommen, wo sie im gesunden Holz in Gängen ruhten.

Bei deutlicher Zweiteilung der Tracheen finden wir die schwächere *C*, die noch einen stärkeren Ast abgebende *Sc* und den mit dem ***Rs*** versehenen ***R***.

Das Urteil über die untere Gruppe kann wohl ein schwankendes sein. Nach dem Augenschein haben wir es hier mit einer ausnahmsweise starken *M* zu tun, einem schwächeren *Cu* und einer kurzen *A*.

Es ist diese Annahme möglich, denn schon Comstock und Needham bemerken, daß die *A* bisweilen reduziert sei, gewöhnlich einfacher wie im gleichen Hinterflügel sich erweise, was bei *Aromia* allerdings zutrifft; auch bezeichnen sie in ihrer eigenen Wiedergabe des Cerambycidenelytron[1] die starke, den Flügel durchziehende Trachee als *M*. Doch ist es auch nicht ausgeschlossen, daß hier die *M* erloschen ist, die starke Trachee den *Cu* darstellt und die *A* mit einem kleinen Ast an der Wurzel folgt, welche Erklärung nach Analogie mit dem Hinterflügel (Taf. XX, Fig. 20, 21, vgl. dazu besonders auch Taf. XX, Fig. 24, 25, 26 und 28) als die richtigere erscheint.

Jedenfalls aber erweist sich die Tracheenbezeichnung, wie sie Comstock und Needham an den beiden Cerambyciden-Vorderflügeln angeben[2], als irrig. Wir wissen leider nicht, welcher Gattung und Species der Bockkäfer angehörte, doch kann auf Grund der Untersuchung am *Aromia*-Flügel mit seiner deutlichen Zweiteilung der Tracheen, ebenso durch Analogie mit den anderen geprüften Elytren eine annähernde Richtigstellung kaum fehlgehen.

Wir nehmen an, daß beide Vorderflügel dem am Objekte gesehenen Bilde genau entsprechen und betrachten zuerst Fig. IIa bei Comstock[3].

Auch hier tritt eine Zweigruppierung hervor, doch mit dem Unterschiede, daß die obere Gruppe nur zwei, die untere dagegen vier Tracheen aufweist. Daß die Costoradialgruppe aus zwei Tracheen besteht, fanden wir im *Platynus*-Flügel und begründeten es mit der Annahme, daß wahrscheinlich durch die Epipleurenbildung die *C* verdrängt war. Ist auch hier derselbe Fall eingetreten, so hätten wir statt *C* die *Sc*, statt *Sc* den ***R*** zu setzen, die erste Trachee der unteren Gruppe aber als *M* zu bezeichnen. Oder wir behalten *C* und *Sc* bei und nehmen an, daß der ***R*** obliteriert ist, was in dem Elytron wohl der Fall sein

[1] Vgl. S. 700 dieser Arbeit.

[2] Vgl. ebenda.

[3] Vgl. ebenda Fig. II *a*.

kann, niemals aber darf der *R* der unteren Gruppe angehören, niemals darf die erste Trachee der unteren Gruppe mit *R* bezeichnet werden.

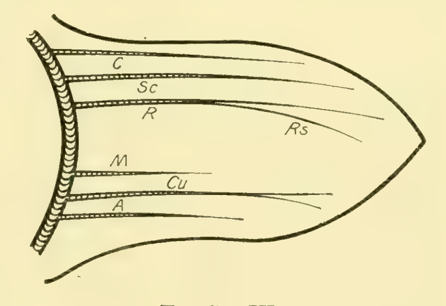
Dasselbe konstatieren wir bei Fig. IIIa bei COMSTOCK[1].

Hier tritt im Vorderflügel die Gruppierung nicht so deutlich hervor. Gehört *R* der oberen Gruppe an, so mag die angegebene Bezeichnung in Geltung bleiben; gehört sie aber, wie es nach Analogie mit dem Hinterflügel wahrscheinlich ist, der Cubitoanalgruppe an, so haben wir es jedenfalls mit der stark reduzierten *M* zu tun.

Für diese kurze Beurteilung der Deutungen COMSTOCKS und NEEDHAMS, in welcher es uns weniger um die Bezeichnung der einzelnen Tracheen, da für den Vorderflügel ohne systematischen Wert, sondern hauptsächlich um die Klarstellung der Zweigruppierung zu tun ist, nach welcher *R* stets zur oberen, *M* stets zur unteren Grenze gehört, werden wir in den weiteren Untersuchungen am Hinterflügel die Bestätigung finden.

Ergebnis für die Tracheenverteilung im Vorderflügel.

Mag nun auch, wie soeben erwähnt, die Tracheenverteilung im Käfer-Vorderflügel von keiner systematischen Bedeutung erscheinen, so ist sie doch als Analogon für den Hinterflügel von großem Werte. Vor allem können wir folgendes festsetzen:



Textfig. IV.

Die Tracheen des Käfer-Vorderflügels, besonders an der unteren Seite deutlich hervortretend (Fig. 9), treten in der Sechszahl auf und durchziehen in ungefähr gleichen Abständen den Deckflügel. Sie sind in zwei deutlich erkennbare Gruppen gesondert, jede Gruppe aus drei Tracheen bestehend, und zwar

die obere Gruppe aus *C*, *Sc*, *R*, wovon infolge der Epipleurenbildung die *C* schwinden, vereinzelt der *R* noch seinen *Rs* aufweisen kann, die untere Gruppe aus *M*, *Cu*, *A*, die *M* oft schwach oder verschwunden, der *Cu* stets stark, die *A* am unteren Rande verlaufend, meist einfach,

so daß sich obenstehendes Schema für den Vorderflügel ergibt.

[1] Vgl. S. 700, Fig. III *a*.

Jedenfalls aber erscheint es uns als das wichtigste Ergebnis und hierin weichen wir entschieden von COMSTOCK und NEEDHAM ab, daß im Käferoberflügel der *R* stets der oberen[1], die *M* stets der unteren Gruppe angehört, wir also wohl eine Costoradialgruppe, aber keine Cubitoanal-, sondern eine Medioanalgruppe vorfinden, in welcher Wahrnehmung wir durch die Untersuchungen am Hinterflügel sowohl wie durch die ENDERLEINsche Arbeit über den Schmetterlingsflügel, wo wir die gleiche Zweigruppierung im Vorderflügel antreffen, gestützt werden.

Sogenannte Axillartracheen[2] fanden sich in den untersuchten Käferelytren nicht vor.

Anmerkung.

Die Skulptur der Elytren, die Streifen, Höcker, Punktreihen usw. sind sekundäre Bildungen und treten mit der überhandnehmenden Chitinisierung hervor. Es konnte auf eine nähere Untersuchung nicht eingegangen werden, doch scheint, wie schon O. HEER hervorhob[3], ein Zusammenhang mit den Tracheen insofern zu bestehen, als die skulpturelle Anordnung dem Verlauf der Tracheen entspricht, worin uns auch Taf. XIX, Fig. 10 und 11 bestärken.

Es sei auch noch der Alula Erwähnung getan, eines kleinen Flügelläppchens, welches wir bei einigen Käfern (*Calosoma, Hydrophilus, Dytiscus, Cybister* u. a.) und dann stets in Verbindung mit dem Vorderflügel finden. Wir heben vorsichtig das Elytron auf und lösen es vom Thorax. Schon beim Aufheben hebt sich eine kleine Alula mit und bleibt an dem losgelösten Vorderflügel haften, und zwar am vorderen, unteren Teile, wo der Deckflügel mit dem Thorax durch die chitinisierte Flügelscharniere in Verbindung steht. Unter dem Mikroskop betrachtet, zeigt die Alula keine Äderung, läßt somit schließen, daß wir es hier mit keinem reduzierten Flügel, wie ältere Entomologen annahmen, sondern mit dem vom Elytron losgelösten nicht mitchitinisierten Anallappen zu tun haben, welcher sich bei einigen Formen noch erhalten hat, bei den meisten Käfern aber verloren gegangen ist.

Der Tracheenverlauf im Hinterflügel.

Wir wenden uns nun der Tracheenverteilung im Hinterflügel des Käfers zu und konstatieren auch hier die Zweigruppierung, welche

[1] Vgl. S. 710 und 711 dieser Arbeit.

[2] Vgl. P. PANCRITIUS, »Beiträge zur Kenntnis der Flügelentwicklung bei den Insekten«. 1884 und S. 702 dieser Arbeit.

[3] Vgl. O. HEER, »Die Insektenfauna usw.« (wie oben S. 703). 1847.

in den meisten Hinterflügeln noch deutlicher hervortritt als in den Elytren.

Aber insofern finden wir eine Abweichung vom Vorderflügel, als die sogenannte Costoradialgruppe nur zwei Tracheen aufweist, und zwar bei allen Puppen in gleicher Weise (vgl. auch die COMSTOCK-NEEDHAMschen Unterflügel, S. 700 dieser Arbeit), während die untere Gruppe die typischen drei Haupttracheen enthält.

Wir befassen uns zuerst mit der oberen Gruppe. Hier ist mit Gewißheit der Verlust einer Trachee zu verzeichnen, und zwar ist es die Costa, die mit der Zeit obliterierte, wenigstens mit Sicherheit am Käferpuppenflügel nicht gefunden werden konnte. Da sie auch andern Insektengruppen fehlt, wir verweisen dabei auf einzelne Flügelwiedergaben COMSTOCKS und NEEDHAMS, z. B. *Nemoura*[1], *Psocus*[2], einzelne Orthopteren[3], ebenso auf ENDERLEIN[4], wo wir beim Schmetterling noch im Vorderflügel die *C* erkennen (wie bei den Käfern!), im Hinterflügel aber sehr schwach sehen, hatten viele Forscher ihre Existenz überhaupt geleugnet, bis die neueren Untersuchungen ihr Vorhandensein nachwiesen. Eine Spur der verschwundenen *C* scheint wohl am Adephagenflügel (Taf. XX, Fig. 27, 30) sichtbar zu sein, wo wir am oberen Rande des basalen Teils eine deutlich erkennbare luftführende Linie bemerken, welche in die *Sc* zu münden scheint, doch kann es auch nur eine Abzweigung der *Sc* sein, hervorgerufen durch die handgriffartige Höckerbildung am basalen Rückenteile des Flügels[5]. Jedenfalls aber wäre die Ansicht, die am Puppenflügel deutlich sichtbare oberste, meist bis an den Apicalteil des Flügels reichende und daselbst sich bisweilen teilende oder in feine Äderchen auslaufende Trachee als *C* zu bezeichnen (Taf. XIX, Fig. 13, Taf. XX, Fig. 16, 17, 18, 22, 24, 26), eine irrige; denn wir müßten dann der ebenso deutlichen zweiten stark hervortretenden Trachee, welche wir sofort als den ***R*** mit seinem charakteristischen Merkmale (***Rs***) erkennen, den Namen ***R*** absprechen und sie als *Sc* bezeichnen, und den ***R***, welcher doch die Haupttrachee der oberen Gruppe ist, atrophiert denken; oder die *Sc* als fehlend annehmen, wofür kein Grund vorhanden ist.

Ganz im Gegenteile sprechen nach den grundlegenden Arbeiten COMSTOCKS und NEEDHAMS, auf deren Charakterisierung der Haupt-

[1] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 238.

[2] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 241.

[3] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXIII, p. 574, 577, 578.

[4] Vgl. G. ENDERLEIN, »Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus*.« Jena 1902.

[5] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXIII, p. 575/576.

tracheen wir nochmals verweisen[1], nach der Analogie mit andern Insektenflügeln[2], sowie der Käferelytren selbst alle Anzeichen dafür, daß wir es hier mit *Sc* und *R* zu tun haben. Die *Sc* verzweigt sich bisweilen (Taf. XX, Fig. 22, 24), der *R* mit dem *Rs* tritt deutlich hervor, bald näher dem apicalen Teile, bald mehr in der Mitte abzweigend (Taf. XIX, Fig. 13, Taf. XX, Fig. 17, 18, 21, 23, 24, 25, 26). Und fehlt die Abzweigung bisweilen (Taf. XX, Fig. 20, 22), so findet sich doch eine besondere Stärke oder ein kleiner Ramusansatz, den *R* auf den ersten Blick erkennen lassend (Taf. XX, Fig. 28).

Jedenfalls tritt der *R* auch im Käferflügel immer charakteristisch hervor; man betrachte nur die Abbiegung (dem Ramus entsprechend) bei *Cantharis* (Taf. XX, Fig. 16, 19), die Gabel bei *Aromia* (Fig. 21), den kräftigen Ast bei *Cetonia marmorata* (Fig. 23),

in großen Mengen gefunden im Mule alter Weiden in Deutsch-Wagram Ende Juni (zusammen mit *C. viridis* und *Osmoderma e.*),

nach oben abbiegend, bei *Melasoma* (Taf. XX, Fig. 24, 25, 26),

Juli und August an Blättern von *Salix* und *Populus alba*,

den Ramusansatz bei *Hylesinus fraxini* (Taf. XX, Fig. 28),

Mitte Juli unter der Rinde gefällter Eschen.

Auch ist der Ausfall von *C* leicht zu erklären. Um nämlich den Flügel im Fluggebrauch resistenter zu machen, ist der Rücken verstärkt und es sind die Tracheen der oberen Gruppe mit Hinausdrängung der *C* aufs engste zusammengetreten (sogenannte »coalescence«)[3], so daß sie bei der Imago scheinbar eine starke Leiste bilden, die *C* als Trachee verloren gegangen, als Vene im entwickelten Flügel aber noch vorhanden ist, ein Fall, den wir auch anderweitig finden. Dieser Vorgang des Zusammentretens war in dem Vorderflügel natürlich nicht notwendig, weshalb hier die Erhaltung der *C* begründet ist.

Betreffs der Tracheen der oberen Gruppe sei noch hervorgehoben, daß die *Sc* am oberen Rande des Flügels verläuft, während der stets starke *R* sich bis an die Spitze des Flügels erstreckt und die Haupttrachee der Costoradialgruppe bildet, darum auch nie schwindet (Taf. XX, Fig. 28). Keinesfalls jedoch rückt im Käferflügel der *R* nach unten[4], ein Fall, den Comstock und Needham für die

[1] Vgl. S. 698 und 699 dieser Arbeit.

[2] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 421.

[3] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 232.

[4] Vgl. S. 699 und 708 dieser Arbeit.

Acrididae[1] und nach den Zeichnungen der beiden Cerambycidenflügel auch für die Käfer anzunehmen scheinen, der aber nach den Untersuchungen HANDLIRSCHS überhaupt nie vorkommt.

Nicht minder deutlich sehen wir die sogenannten Medioanalgruppe in der unteren Tiefe der Flügelwurzel entspringen, mit der oberen Gruppe durch eine Quertrachee verbunden (Taf. XX, Fig. 18); in andern Flügeln konnte diese Quertrachee nicht wahrgenommen werden, z. B. Fig. 19, wo die Sonderung der Medioanalgruppe von der oberen Gruppe besonders hervortritt.

Wir sehen zuerst die *M*, meist schon im Puppenstadium schwächer und kürzer (Taf. XIX, Fig. 13, Taf. XX, Fig. 20, 21, 22, 23), stets aber, und hierin sehen wir ein Charakteristikum der Käfermedia, ohne jegliche Gabelung[2], wenn auch am apicalen Ende Zweige entsendend, bei einzelnen Flügeln sogar fehlend (Taf. XX, Fig. 24, 25, 26, 28). Gehört auch die *M* des Käferflügels zweifellos zur unteren Gruppe, wie Fig. 18 deutlich zeigt, so erkennen wir sie Fig. 17 etwas nach oben stehend, also dem Medioanalsystem noch nicht eng angeschlossen. Diese Wahrnehmung entspricht einem ursprünglichen Verhältnis, nach welchem die *M* einst der oberen Gruppe angehörte[3], dort aber, wo beide Gruppen durch eine Quertrachee verbunden sind, die Tendenz zeigt, sich der unteren Gruppe zu nähern[4], wie COMSTOCK und NEEDHAM feststellten, ja sich ihr anzugliedern. Bei den meisten Käfern scheint diese Angliederung schon vor sich gegangen zu sein[5], bei *Cantharis* ist sie noch nicht streng vollzogen. Im Imagoflügel schwindet, wie auch COMSTOCK, NEEDHAM, ENDERLEIN annehmen, der Hauptstamm der *M*, ist oft nur schwach angedeutet oder als »rücklaufende Ader« zu erkennen; oft zeigt nur eine blasse Linie die Spur ihres trachealen Verlaufes (Taf. XX, Fig. 29 und 30).

Stets stark als die Haupttrachee der unteren Gruppe tritt der *Cu* hervor, an den untersuchten Käferpuppen fast immer durch eine ungefähr in der Mitte vor sich gehende Gabelung (Taf. XIX, Fig. 12, 13, Taf. XX, Fig. 16, 17, 18, 19) oder Teilung an der Spitze (Taf. XX, Fig. 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26) ausgezeichnet. Er erstreckt sich in der Puppe als Trachee wie als Vene in der Imago von der Flügelwurzel bis zur Spitze quer hinüber und fehlt in keinem Flügel.

---

[1] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 89.

[2] Vgl. damit die *M* des schematischen Flügels, S. 699 dieser Arbeit und ENDERLEINS Schmetterlingsmedia (l. c.)

[3] Vgl. den Urflügel, S. 698 dieser Arbeit.

[4] Vgl. S. 699 dieser Arbeit.

[5] Bei den Schmetterlingen vgl. auch G. ENDERLEIN, l. c.

Ähnlich dem *R* oben ist der *Cu* der Träger der unteren Gruppe.

Als dritte Haupttrachee nennen wir die *A*, gewöhnlich aus drei gleichwertigen Ästen bestehend (Taf. XIX, Fig. 12, 13, Taf. XX, Fig. 23, 24, 26), schon an der Wurzel getrennt, oft auseinander hervorgehend (Taf. XX, Fig. 16, 19); doch kann auch A_1 stärker entfaltet sein (Taf. XX, Fig. 22, 23) oder eine Gabelung aufweisen (Taf. XX, Fig. 20, 21), so daß wir im *Aromia*-Flügel anfangs wähnten, den *Cu* vor uns zu haben; doch zeigte der in der Hälfte des Flügels nach unten abbiegende Verlauf, ebenso die Zusammengehörigkeit mit den unteren zwei Tracheen, was besonders Fig. 20 veranschaulichte, daß wir es hier mit A_1 zu tun haben.

Die Zahl der Analtracheen ist also im Koleopterenhinterflügel gewöhnlich drei, doch kann selbe auch reduziert sein (Taf. XX, Fig. 25), nicht aber dieselbe überschreiten, wenigstens fand sich in den untersuchten Käfern kein Objekt vor, so daß wir die Annahme der Enderleinschen Axillartracheen auch für den Hinterflügel fallen lassen. Ebensowenig fand sich ein Beispiel ohne *A*.

Fassen wir demnach die beiden Tracheengruppen des Hinterflügels zusammen, so nennen wir als Haupttracheen *R*, *Cu*, *A*, welche niemals zu fehlen scheinen. Wir heben als Beispiel den *Hylesinus*-Flügel (Taf. XX, Fig. 28) hervor, an welchem wir den *R* mit dem *Rs*-Ansatz, den *Cu*, welcher den Flügel quer durchzieht (durch die Verschrumpfung des Präparats geschlängelt), und die *A*, am unteren Rande verlaufend, erkennen.

Ein ähnliches Bild, dem Hymenopterenflügel entnommen, finden wir in der Puppe von *Apis*, auf welches wir an dieser Stelle hinweisen[1].

Vor Abschluß dieses Kapitels sei noch zweier Imagoflügel Erwähnung getan, welche wir ihrer wichtigen Stellung wegen, die sie in der Systematik einnehmen, nicht übergehen können. Es gelang, einen frisch entwickelten *Platynus* (Taf. XX, Fig. 30, Adephagentypus) zu erhalten, dessen Flügel unter dem Mikroskop betrachtet die Tracheenverteilung deutlich erkennen ließ und somit die an den Puppen der andern Käfer gemachten Studien bestätigte. Und war auch die ursprüngliche Verzweigung des *R* und die Gabelung des *Cu* nicht mehr sichtbar, so ließ doch das entwickelte Gerüst des Flügels einen Zweifel über die Bezeichnung der Rippen nicht aufkommen.

Leider war es nicht möglich gewesen, die Puppe oder ein frisches

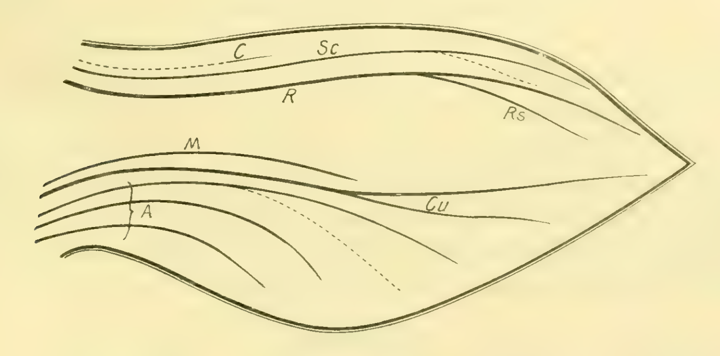
[1] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 422.

Exemplar von *Necrophorus* oder *Staphylinus* zu erhalten (Staphilynoidentypus). Nur ein noch ganz weicher Imagoflügel von *Necrophorus humator* (Taf. XX, Fig. 29) lag vor, leider ohne eine Spur der Tracheen erkennen zu lassen, welche schon erloschen waren. Jedoch erscheint es uns auf Grund der Analogie mit den andern Flügeln außer Frage, daß die den Flügel durchziehende starke, von GANGLBAUER[1] als M_2 bezeichnete Vene den Cubitus darstellt, während die *M* fast gänzlich obliteriert nur als schwacher Streifen zu erkennen ist.

Wir könnten dann allerdings eine auffallende Ähnlichkeit des *Necrophorus*-Flügels mit dem von *Platynus* verzeichnen, gewiß eine für die Systematik interessante Wahrnehmung, woselbst wir bekanntlich in der Flügelgeäderbildung den Adephagen- und Staphylinoiden-Typus streng unterscheiden.

Ergebnis für die Tracheenverteilung im Hinterflügel.

Fassen wir nun unser Ergebnis für den Tracheenverlauf im Koleopteren-Hinterflügel in ein Bild zusammen, so ergibt sich folgendes Schema:



Textfig. V[2], [3].

Die *C*, nur punktiert angezeigt, ist nicht sichtbar, die *Sc* verläuft am oberen Rande des Flügels, während der *R* mit dem *Rs* die Haupttrachee der Costoradialgruppe bildet.

Der Medioanalgruppe gehören an: Die *M*, bisweilen noch

---

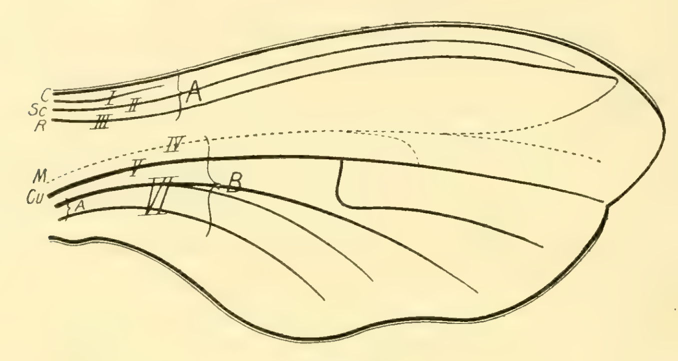
[1] Vgl. L. GANGLBAUER, »Systematische koleopt. Studien«, S. 291. (Münchner koleopt. Zeitschr., Bd. I, 3. Lieferung, 1903.)

[2] Vgl. »The American Naturalist, XXXII, p. 421.

[3] »Tremex« weist dasselbe Bild auf.

nicht ganz mit ihr vereint (Fig. 17), der starke, gegabelte *Cu* und die drei Analadern.

[Damit erscheint uns aber auch zugleich der Schlüssel für den Imago-Hinterflügel des Käfers in die Hand gegeben, den wir in folgendes Schema zusammenfassen können:



Textfig. VI.

Die starke Leiste am Vorderrande Fig. VI (*A*, *I—III*), in welcher die *C* als Vene vorhanden ist, ist die Zusammensetzung der oberen Gruppe. Mit der punktierten Vene, also der im Imagoflügel als Hauptstamm erloschenen *M* beginnt die Medioanalgruppe (*B*, *IV—VI*), die untere Hälfte des Flügels versorgend. Freilich ist es nun nicht immer leicht, die erst sekundär entstandenen Rippen, Hornstreifen, Platten, Ästchen und Verbindungsrippen (welchen ja nicht immer eine tracheale Anlage vorausgehen muß), ihrer Zugehörigkeit zum Hauptstamme gemäß sicher festzustellen, was erst einer besonderen Aufgabe am einzelnen Imagoflügel unterzogen werden müßte.]

Überblick.

Fassen wir nun das Gesamtergebnis unsrer Untersuchungen für den Tracheenverlauf im Käferflügel, als welchen wir naturgemäß hauptsächlich den Hinterflügel in Betracht ziehen können, in eine Auseinandersetzung mit Comstock und Needham zusammen, so heben wir vor allem hervor:

1. Die Bezeichnung der Tracheen in den beiden Cerambycidenflügeln[1] ist eine unrichtige,

denn

2. gehört der *R* stets der oberen Gruppe an, ist dem-

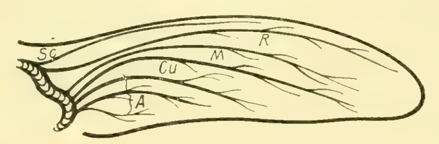
[1] Vgl. S. 700 dieser Arbeit mit Angabe der unrichtigen Bezeichnung.

nach nicht der unteren Gruppe angegliedert[1], während die M stets zur unteren Gruppe zu nehmen ist[2].

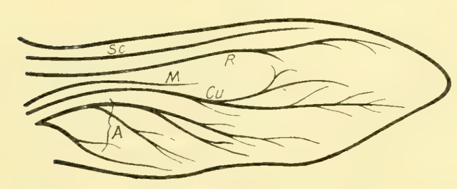
3. Nicht der *R*, sondern die *M* ist in Rückbildung begriffen.

4. Die *C* ist wohl im Deckflügel sichtbar, aber im Hinterflügel tracheal nicht mehr angelegt, also obliteriert, wohl aber als Vene im Imagoflügel erkennbar,

so daß wir folgende Bezeichnung der COMSTOCK-NEEDHAMschen Wiedergabe des Cerambyciden-Hinterflügels[3] für die richtige halten:



Textfig. VII.



Textfig. VIII.

Weiter wäre noch hervorzuheben:

5. Die *M* verläuft im Gegensatz zur *M* des schematischen Urflügels wie auch des Schmetterlingsflügels ohne auffallende Gabelung, verschwindet als Hauptstamm in der Imago oder ist nur als schwach chitinisierte Leiste zu erkennen.

6. In manchen Käfern findet sich das ursprüngliche Verhältnis, nach welchem die *M* der unteren Gruppe noch nicht ganz angeschlossen ist.

7. Sonst stimmt die von COMSTOCK und NEEDHAM aufgestellte Charakterisierung der Haupttracheen im Insektenflügel mit der des Käfers überein, sogar einzelne Elytren zeigen in ihren Tracheen ursprüngliche Charaktere.

[1] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 89.

[2] Vgl. S. 699 und 703 dieser Arbeit.

[3] Vgl. S. 700 dieser Arbeit.

8. Jedenfalls aber ist die Annahme Comstocks und Needhams[1], nach welcher sich vielleicht noch Käfer finden, in welchen die typische Form der Tracheenverteilung des Urflügels erhalten geblieben sei, eine wenig wahrscheinliche.

9. Axillaradern, wie sie Enderlein für den Schmetterlingsflügel annimmt, fanden sich nicht.

Schlußwort.

Indem wir somit unsre bisherigen Untersuchungen zum Abschluß bringen, hoffen wir, zur Kenntnis des Käferflügels und seines Tracheenverlaufes einen Schritt weitergegangen zu sein. Wenigstens ließ die Prüfung des vorhandenen Materials betreffs der Tracheenverteilung ein andres Resultat nicht möglich erscheinen.

Anhang.

Literatur der wichtigsten Werke über den Insektenflügel.

(Chronologisch geordnet.)

1. H. Burmeister, Handbuch der Entomologie. Bd. I. 1832.
2. Meckels Deutsches Archiv. Bd. VII, S. 588.
3. O. Heer, Observationes entomol. cont. Metamorphoses Coleopt. nonnull. adhuc incognitas. 1832.
4. Erichson, »Zur systematischen Kenntnis der Insektenlarven, Larve der Coleopteren.« (Wiegmanns Archiv für Naturgesch. Bde. VII, VIII, XIII. 1841, 1842, 1847.
5. A. Kölliker, »De prima insectorum genesi«. Dissert. inaugur. p. 13—15. 1842.
6. E. Blanchard, Recherches anat. et zool. s. l. système nerveux des Insectes. Annales des sciences nat. 3. sér. Zool. Tom. V. 1846.
7. O. Heer, Die Insektenfauna der Tertiärgebilde von Oeningen und Radoboj. 1847.
8. L. Agassiz, The classification of insects from embryo. data (Smithsonian Contrib. to Knowledge. Vol. II, Art. 6—1851).
9. H. Burmeister, Untersuchungen über die Flügeltypen der Coleopteren. (Abhandlungen der nat.-hist. Gesellsch. zu Halle, 1855, II., S. 125.)
10. C. Semper, »Über die Bildung der Flügel, Schuppen, Haare bei den Lepidopteren« (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. VIII, 1857).
11. Carus Gerstäcker, Handbuch der Zoologie, II. Bd. 1863.
12. A. Weismann, Über die Entstehung des vollendeten Insekts in der Larve und Puppe. 1863.

[1] Vgl. »The American Naturalist«, vol. XXXII, p. 563.

13. A. Weismann, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIII, XIV, S. 107—220, 238—241. 1863—64.
14. Dr. Hagen, Über rationelle Benennung des Geäders in den Flügeln der Insekten (Stettin. entomol. Zeitschr. 1870. S. 316ff.).
15. H. Landois, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Schmetterlingsflügels in Raupe und Puppe. (Zeitschr. f. wiss. Zool., 1871, Bd. XXI.)
16. O. Roger, Das Flügelgeäder der Käfer. 1875.
17. V. Graber, Die Insekten. 2 Bde. 1877.
18. E. Adolph, »Über Insektenflügel«, Nova acta der kaiserlichen Leop. Carol. Akademie XLI, pars II. 1880. S. 215—291.
19. F. Meinert, Entomol. Tidskrift. 1880. S. 168.
20. P. Pancritius, Beiträge zur Kenntnis d. Flügelentwicklung bei den Insekten. 1884.
21. J. Redtenbacher, Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insekten (Annalen des k. k. nat.-hist. Hofmuseums, Bd. I, Heft III. 1886).
22. H. Brauer und J. Redtenbacher, Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insekten (Zool. Anz., XI, 1888, S. 443ff.).
23. A. v. Bonsdorff, Über die Ableitung der Skulpturverhältnisse bei den Deckflügeln der Coleopteren (Zool. Anz., XIII. Jahrg., 1890, S. 342 ff.).
24. A. Spuler, Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIII. 1892. S. 597 ff.).
25. Hoffbauer, »Beiträge zur Erkenntnis der Insektenflügel.« Zeitschr. f. wiss. Zool. LIV. 1892.
26. H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. 1893.
27. Edgar Krüger, »Über eine Entwicklung der Flügel der Insekten mit besonderer Berücksichtigung der Deckflügel der Käfer«. (Dissertationsschrift, Göttingen 1898.)
28. J. H. Comstock and J. G. Needham, »The wings of insects« (»The American Naturalist«, vol. XXXII. 1898, p. 43, 81, 231, 334, 413, 561, 769, 903; vol. XXXIII, 1899, S. 117, 573).
29. K. J. W. Kempers, Das Adersystem des Käferflügels. (Tijdskrift voor Entomol. Deel 41—44). 1899—1900.
30. G. Enderlein, Eine einseitige Hemmungsbildung bei Telea polyphemus. (Jena 1902.)
31. L. Ganglbauer, System. koleopt. Studien (Münchner koleopt. Zeitschr., Bd. I, 3. Lief. 1903).
32. W. L. Tower, »The origin and development of the wings of Coleopt« (Zool. Jahrbücher, Bd. XVII, Heft 3, 1903).
33. H. J. Kolbe, Vergleichende morphologische Untersuchungen d. Coleopteren (Arch. f. Naturgesch. Beiheft 1907, S. 89—150).

Außer den genannten siehe noch Angaben älterer Coleopterenwerke bei Carus-Gerstäcker, Handbuch der Entomologie, Bd. II, S. 84 und neuerer Werke bei H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten, S. 269—271; vgl. auch Verhoeff »Verhandlungen«, 1897, S. 410—414.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX.

Fig. 1. Rechter *Tenebrio*-Vorderflügel, spiralige Verdickung nicht sichtbar, noch sackförmig.

Fig. 2. Linker *Tenebrio*-Vorderflügel.

Fig. 3. Rechter *Tenebrio*-Vorderflügel, vorgeschrittenes Stadium.

Fig. 4. Rechter Vorderflügel von *Aromia moscata* (Cerambycide).

Fig. 5. Rechter Vorderflügel von *Cantharis* (*A* auseinander hervorgehend).

Fig. 6. *Cantharis*-Vorderflügel (*A* an der Wurzel getrennt).

Fig. 7. Rechter *Cantharis*-Vorderflügel (*A* einfach).

Fig. 8. Vorderflügel eines Lamellicorniers (*Rhizotrogus*?).

Fig. 9. Querschnitt durch rechten Tenebrio-Vorderflügel mit den 6 an der Unterseite gelegenen Tracheen.

Fig. 10. Weicher Vorderflügel von *Platynus assimilis* (Imago) mit den Tracheen.

Fig. 11. Weicher Vorderflügel von *Platynus Mülleri*.

Fig. 12. Linker *Tenebrio*-Hinterflügel.

Fig. 13. Rechter *Tenebrio*-Hinterflügel.

Fig. 14. Rechter *Tenebrio*-Hinterflügel (Imago). Die hineingezeichneten Tracheen sind angedeutet, waren nicht sichtbar.

Fig. 15. Linker *Cantharis*-Hinterflügel (Imago).

Tafel XX.

Fig. 16. Rechter Hinterflügel von *Cantharis* (vorgeschrittenes Stadium).

Fig. 17. Linker Hinterflügel von *Cantharis*.

Fig. 18. Rechter Hinterflügel von *Tenebrio* (Gruppierung besonders deutlich).

Fig. 19. Rechter *Cantharis*-Hinterflügel.

Fig. 20. Rechter *Aromia moscata*-Hinterflügel.

Fig. 21. Rechter *Aromia moscata*-Hinterflügel.

Fig. 22. Rechter Hinterflügel eines Lamellicorniers (*Rhizotrogus*?).

Fig. 23. Linker Hinterflügel von *Cetonia marmorata*.

Fig. 24. Rechter Hinterflügel von *Melasoma populi* (3 Analadern sichtbar).

Fig. 25. Rechter Hinterflügel von *Melasoma populi* (1 Analader sichtbar).

Fig. 26. Rechter Hinterflügel von *Melasoma populi* (R stark ausgebildet).

Fig. 27. Basalteil des Hinterflügels von *Harpalus* (Imago), Tracheen sichtbar.

Fig. 28. Linker Hinterflügel von *Hylesinus praxini* (vgl. »American Naturalist«, Vol. XXXII, p. 22).

Fig. 29. Rechter Hinterflügel von *Necrophorus humator* (Imago).

Fig. 30. Rechter Hinterflügel von *Platynus assimilis* (Imago).

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





Steinberg gez. — Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin — Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.








9
stom
ser
pr
mes
ve
dk
9 a.
9 b.
9 c
9 d.
ekt
ent
9 e.
9 f.
9 g.
9 h.
10.
proct
mde
mo
os
mesm
ser
10. a.
10 b.
11.
extz
oen
vak
ent
11 a
malph
12.
lbl
cbl
gd
splm
fk
gglabd
16.
ggl fra
pva
13.
14.
14 b.
15.
ob
blz
d
gglfra
17.
m
st
tr
dz
ggl.abd

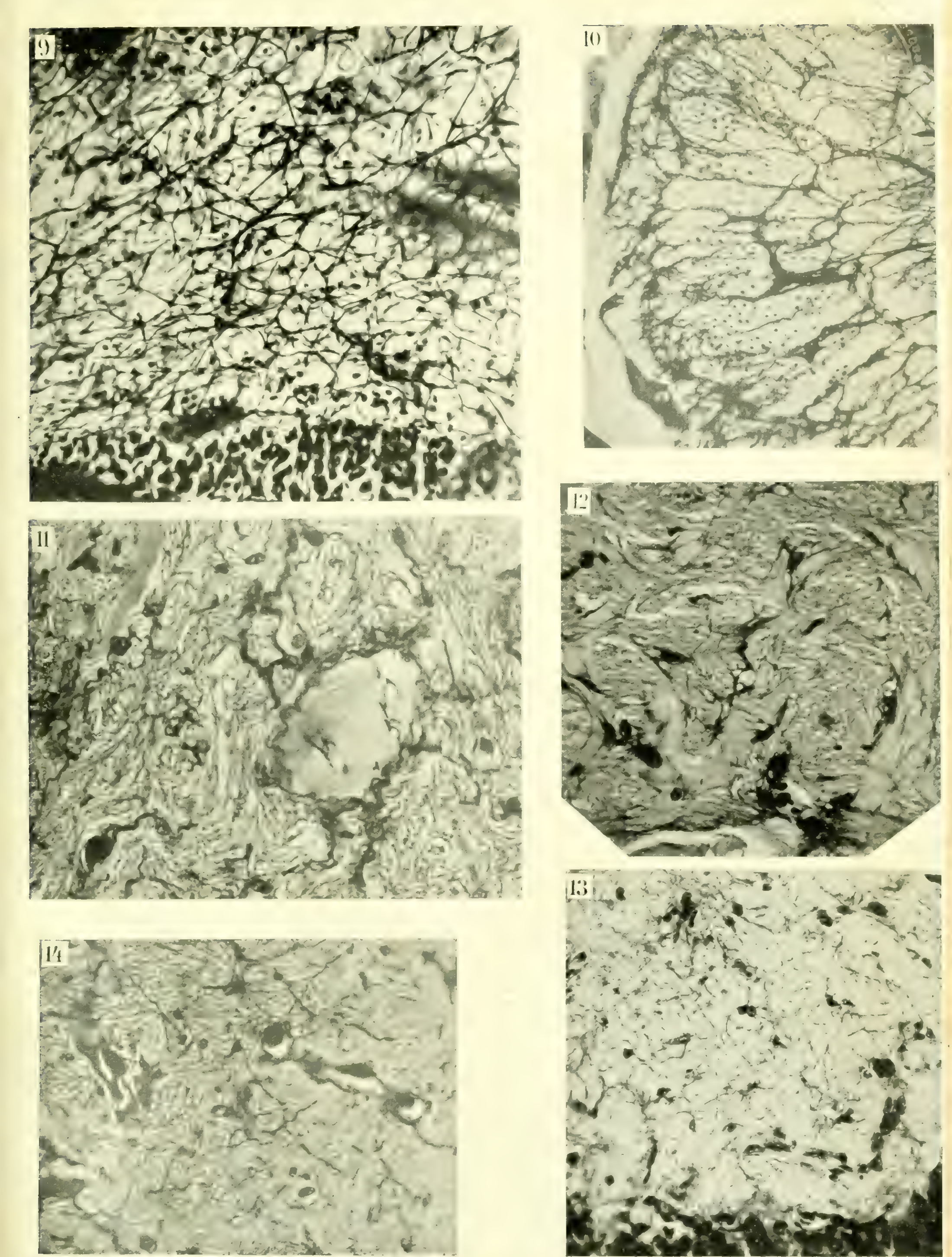






1
nlf
glf
kn
Tr
ex
en
glk
glf
2
F
nlf
4
6
5
7
3
8





Jakubski.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.





Fig. 1. Trichiosoma lucorum.
Fig. 2. Apis mellifica.
Fig. 3. Camponotus ligniperdus.
Fig. 4. Apis mellifica, Larve.
Fig. 5. Sirex gigas, Larve.
Fig. 6. Cimbex variabilis, Larve.
Fig. 7. Leptis conspicua.
Fig. 8. Dasypogon Diadema.
Fig. 9. Smerinthus ocellata.
Fig. 10. Pieris brassicae, Raupe.
Fig. 11. Glyphotaelius punctatolineatus.
Fig. 12. Staphylinus spec.
Fig. 13. Aromia moschata.
Fig. 14. Oryctes nasicornis, Larve.
Fig. 15. Pentatoma rufipes.
Fig. 16. Cicadetta montana.
Fig. 17. Pulex irritans.
Fig. 18. Cordulia spec., Larve.
Fig. 19. Agrion spec.
Fig. 20. Panorpa communis.
Fig. 21. Myrmeleon formicarius.
Fig. 22. Gomphoceros spec.
Fig. 23. Decticus verrucivorus.
Fig. 24. Ephemera vulgaris.
Fig. 25. Perla maxima.

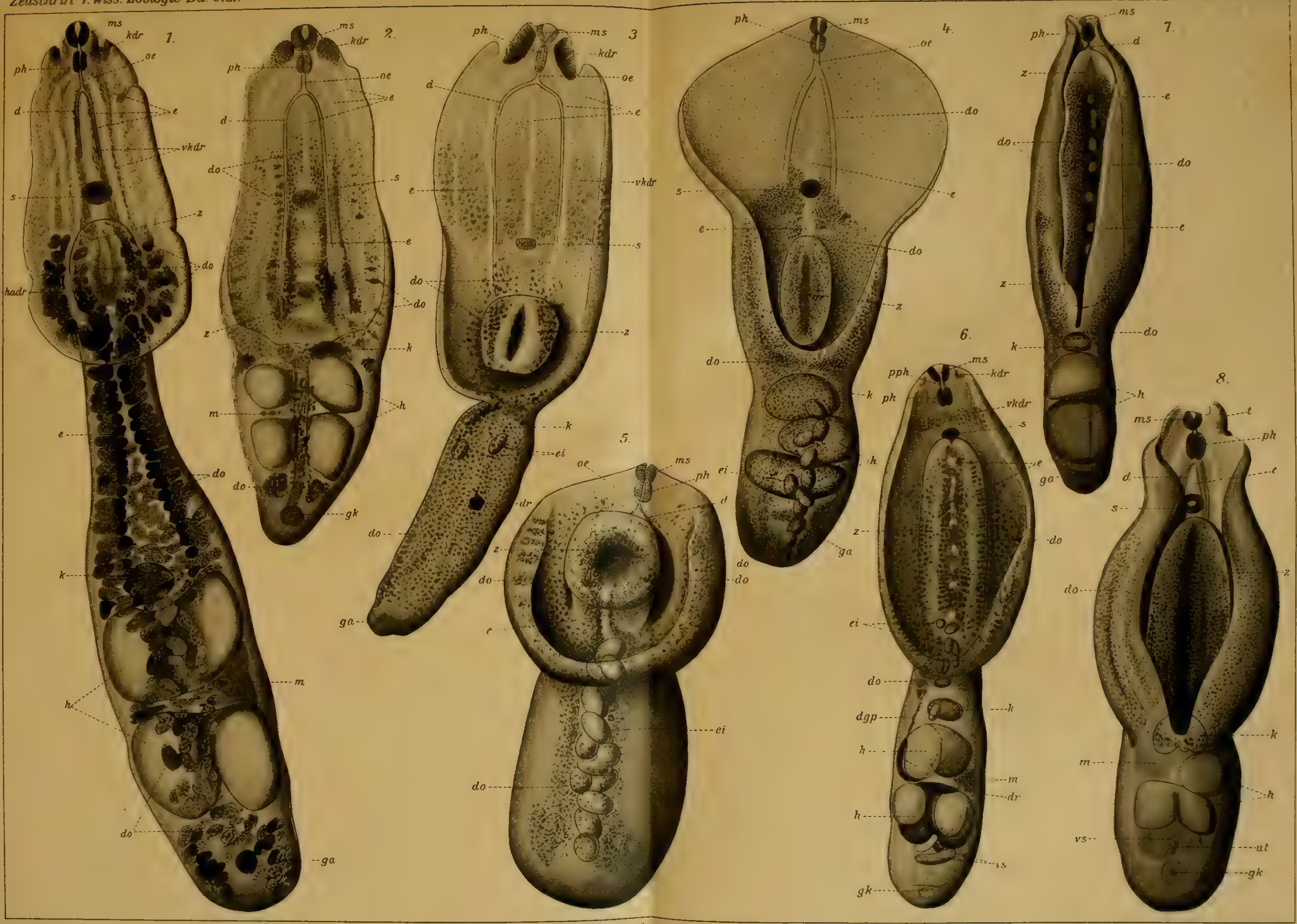
F. Künneth.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.

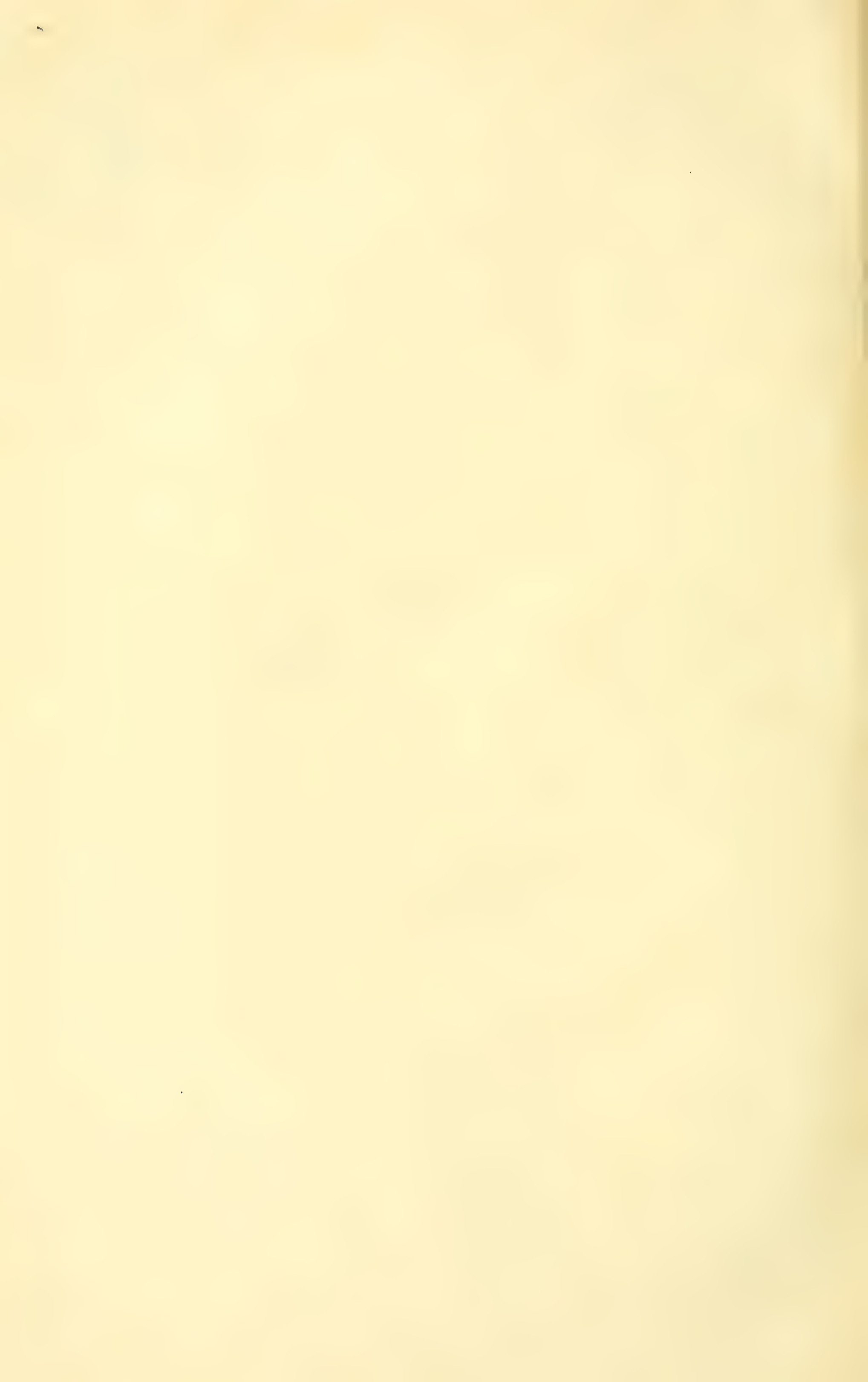


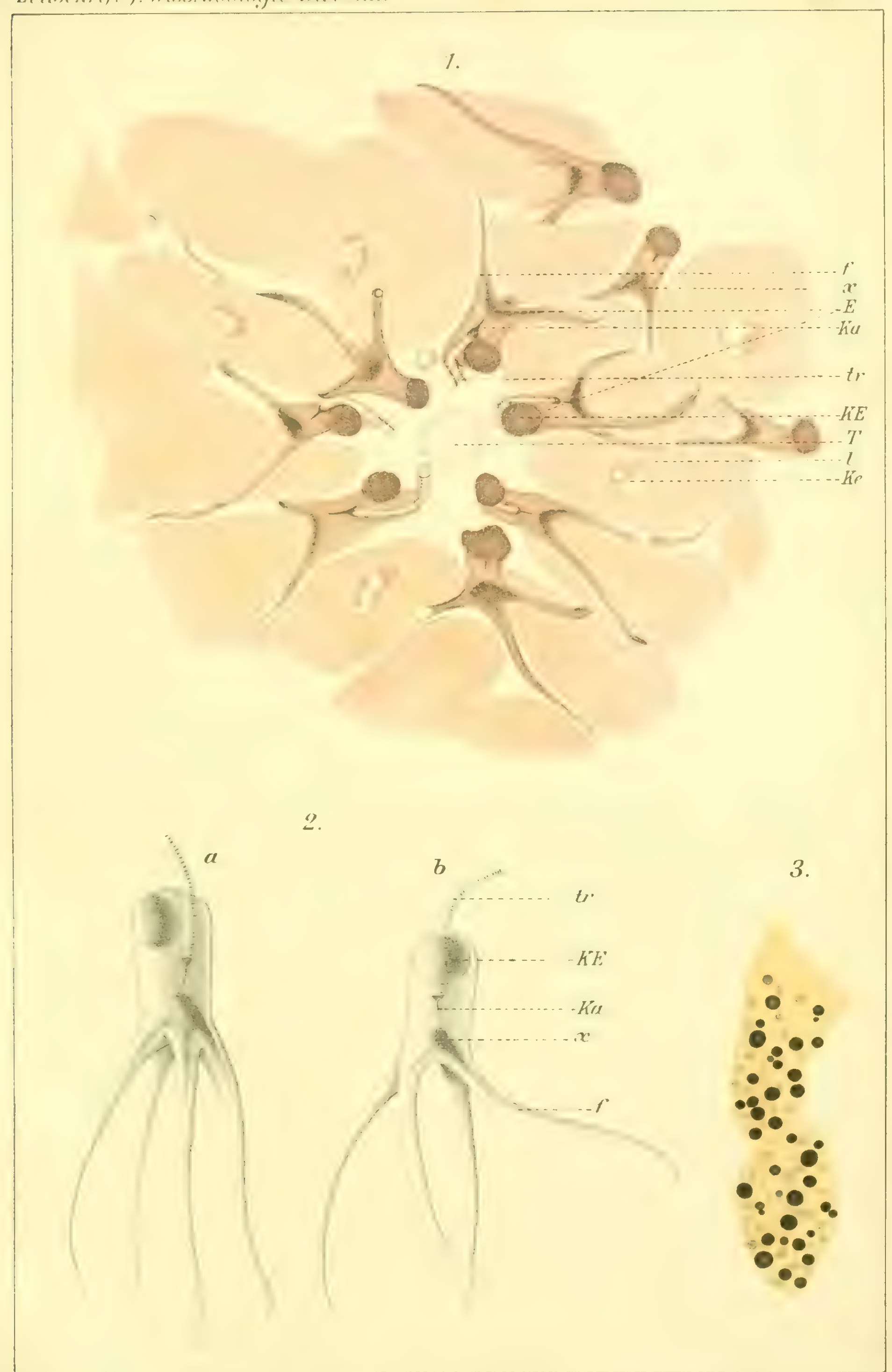






R. Krause gez.
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin
Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena





Wilhelm Engelmann
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig







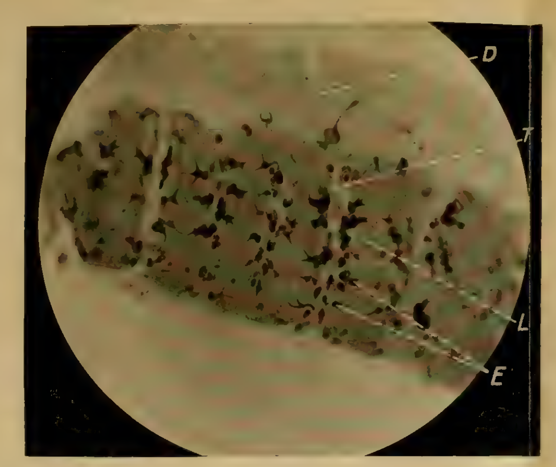


Fig. 4

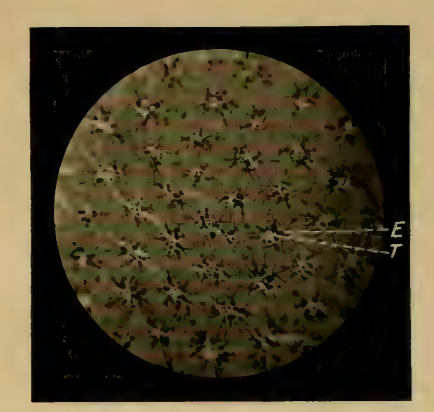


Fig. 5

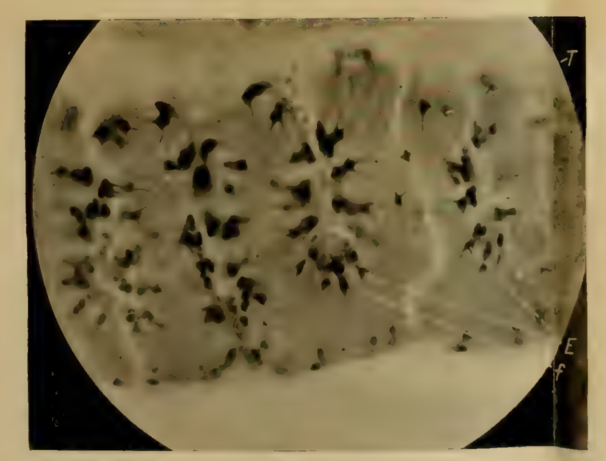


Fig. 6

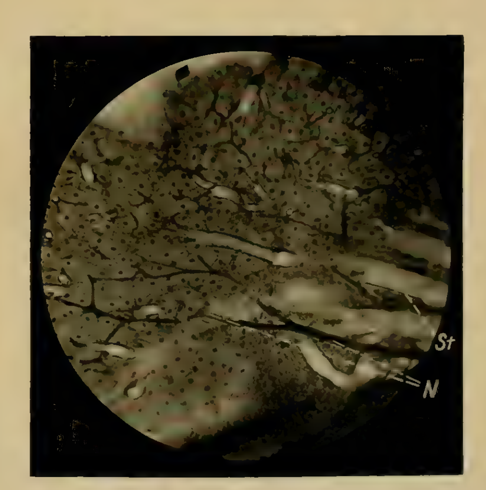


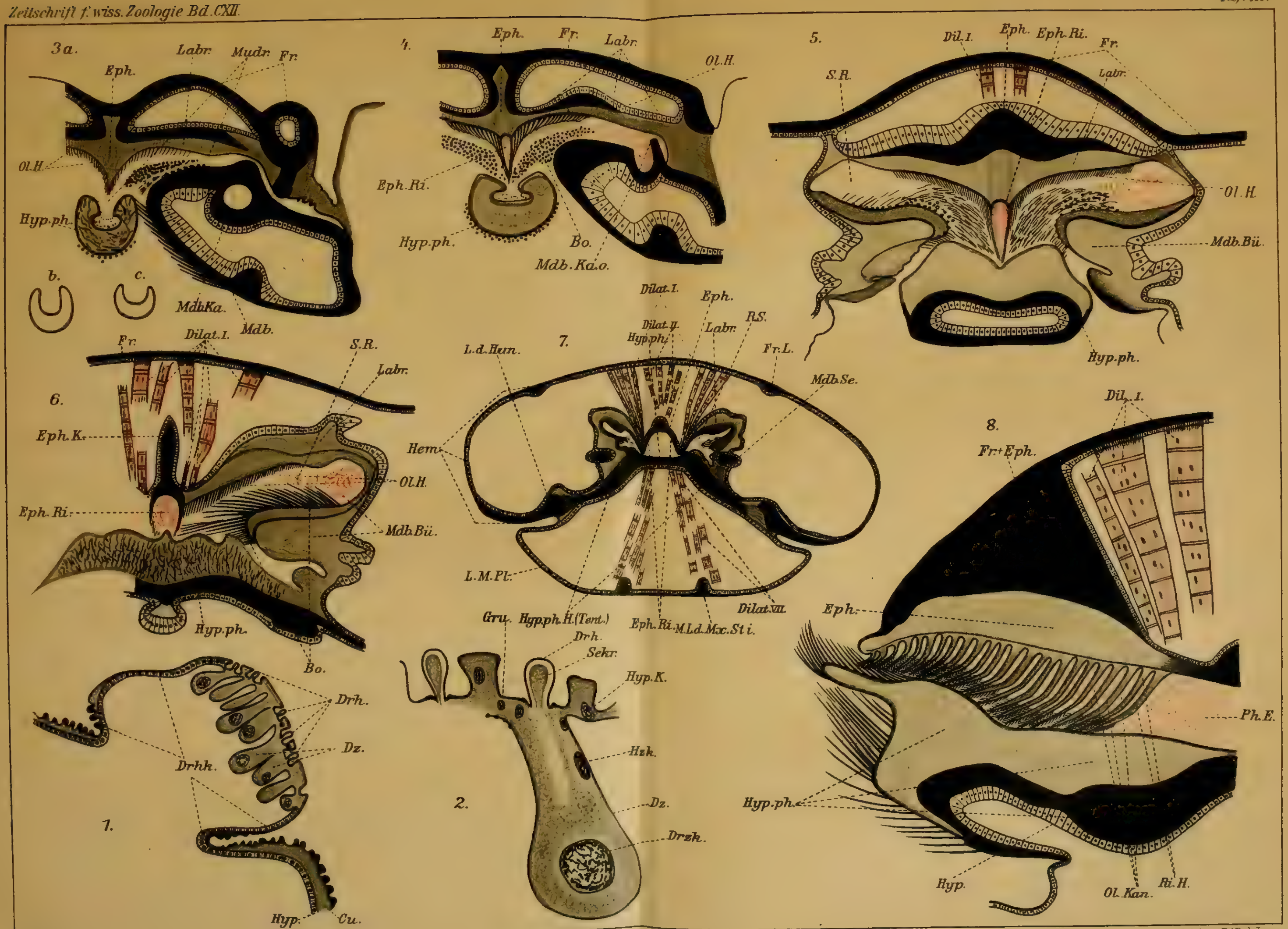
Fig. 7

Geipel. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig und Berlin.







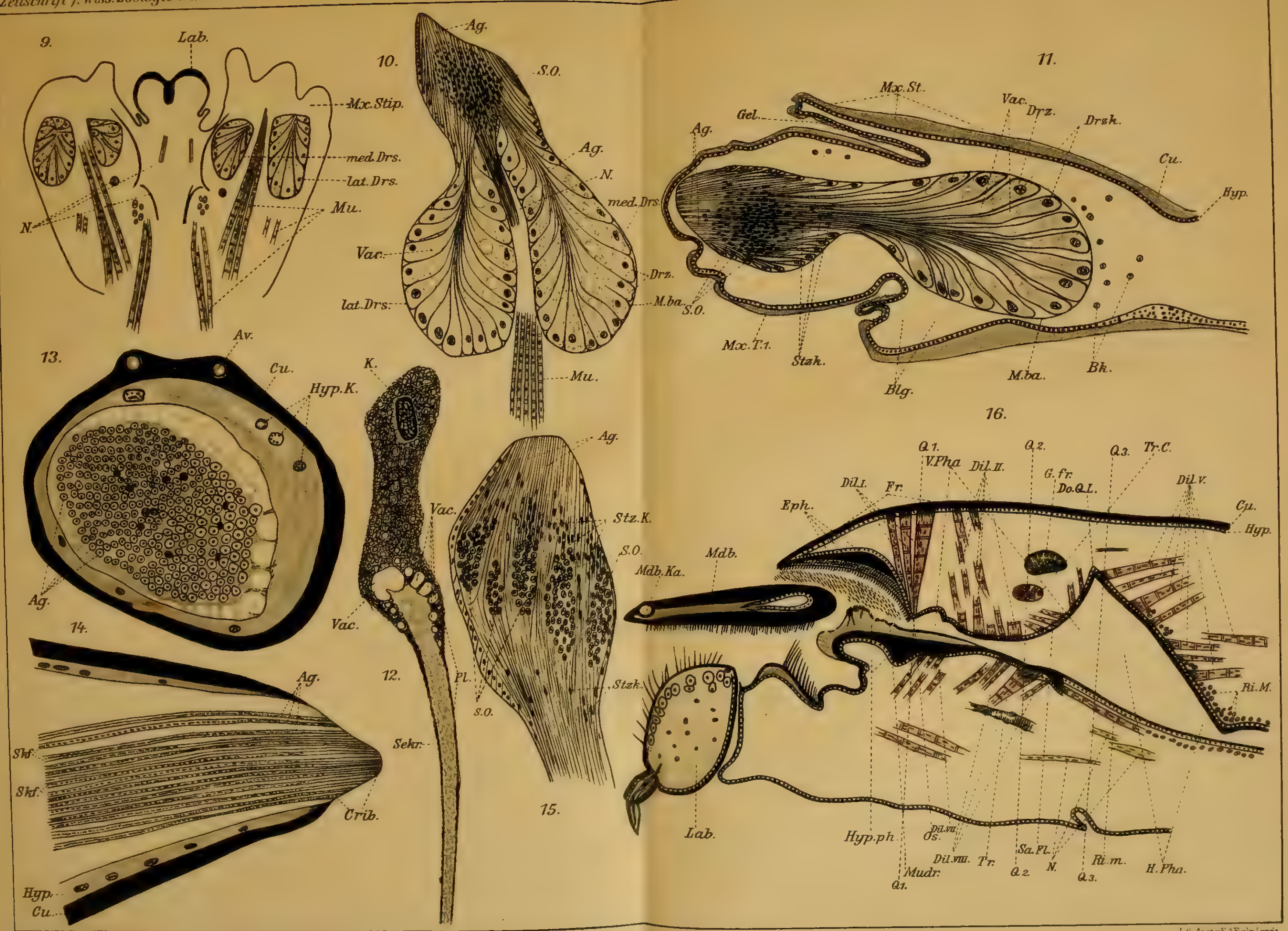


Vogel gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig.
Lith.Anst.v.E.A.Funke Leipzig.









Vogel gez.

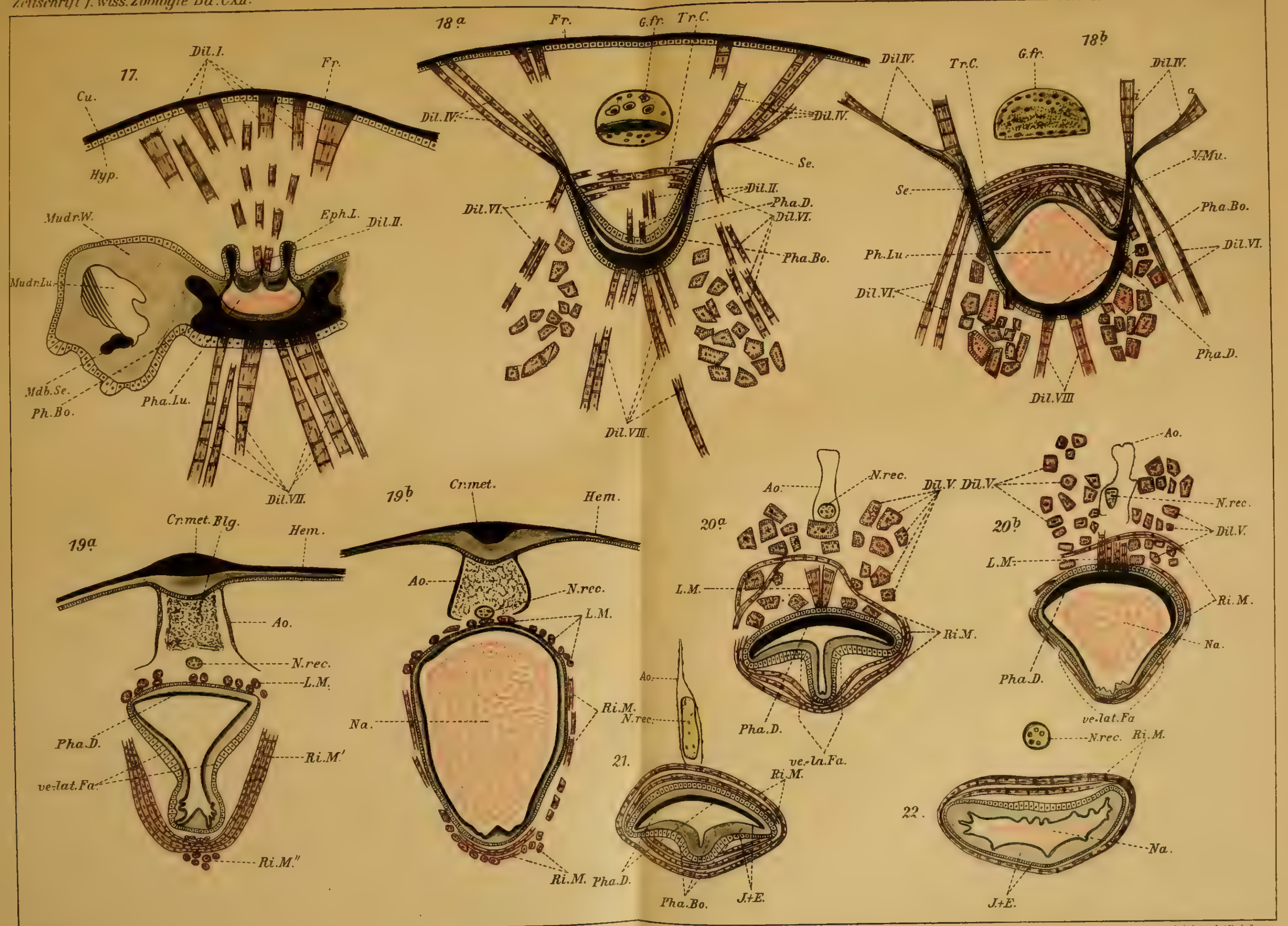
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig








17.
Dil.I.
Fr.
Cu.
Hyp.
Mudr.W.
Eph.L.
Dil.II.
Mudr.Lu.
Mdb.Se.
Ph.Bo.
Pha.Lu.
Dil.VII.
18a
Fr.
G.fr.
Tr.C.
Dil.IV.
Se.
Dil.II.
Pha.D.
Dil.VI.
Pha.Bo.
Dil.VIII.
18b
Tr.C.
G.fr.
Dil.IV.
a
V.Mu.
Se.
Pha.Bo.
Ph.Lu.
Pha.D.
Dil.VIII
19a
Cr.met.Blg.
Hem.
Ao.
N.rec.
L.M.
Pha.D.
Ri.M'
ve.lat.Fa.
Ri.M."
19b
Cr.met.
Hem.
Ao.
N.rec.
L.M.
Na.
Ri.M.
Pha.D.
20a
Ao.
N.rec.
Dil.V.
L.M.
Ri.M.
Pha.D.
ve.la.Fa.
20b
Dil.V.
Ao.
N.rec.
L.M.
Ri.M.
Na.
Pha.D.
ve.lat.Fa
21.
Ao.
N.rec.
Ri.M.
Pha.Bo.
J+E.
22.
Na.
J+E.







23.

L.M. Stzl. Spi.M. Ri.M. Mi.D.M. Stzl. Sph.

J+E. Vent.Fa. Mi.D.

Sph. Mi.D.E.

24.

F.1 0. F.2 0. Spi.Mu. Ri.M.

Stzl.

N.Ventr.

N.Ventr.

L.M.

25.

F.1 0. F.1 0.

L.M.

Ri.M.

L.M. J+E. F.2.0.

26.

Vent.Fa. Stzl. Spi.M. Ri.M.

27.

G.Vent. Oe.

Spi.M.

Vogel gez.

Verl. v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig







1 6 13 5 11

12

7

8

9

2 3

4

10

Wilhelm Engelmann

A. Funke Leipzig









Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig





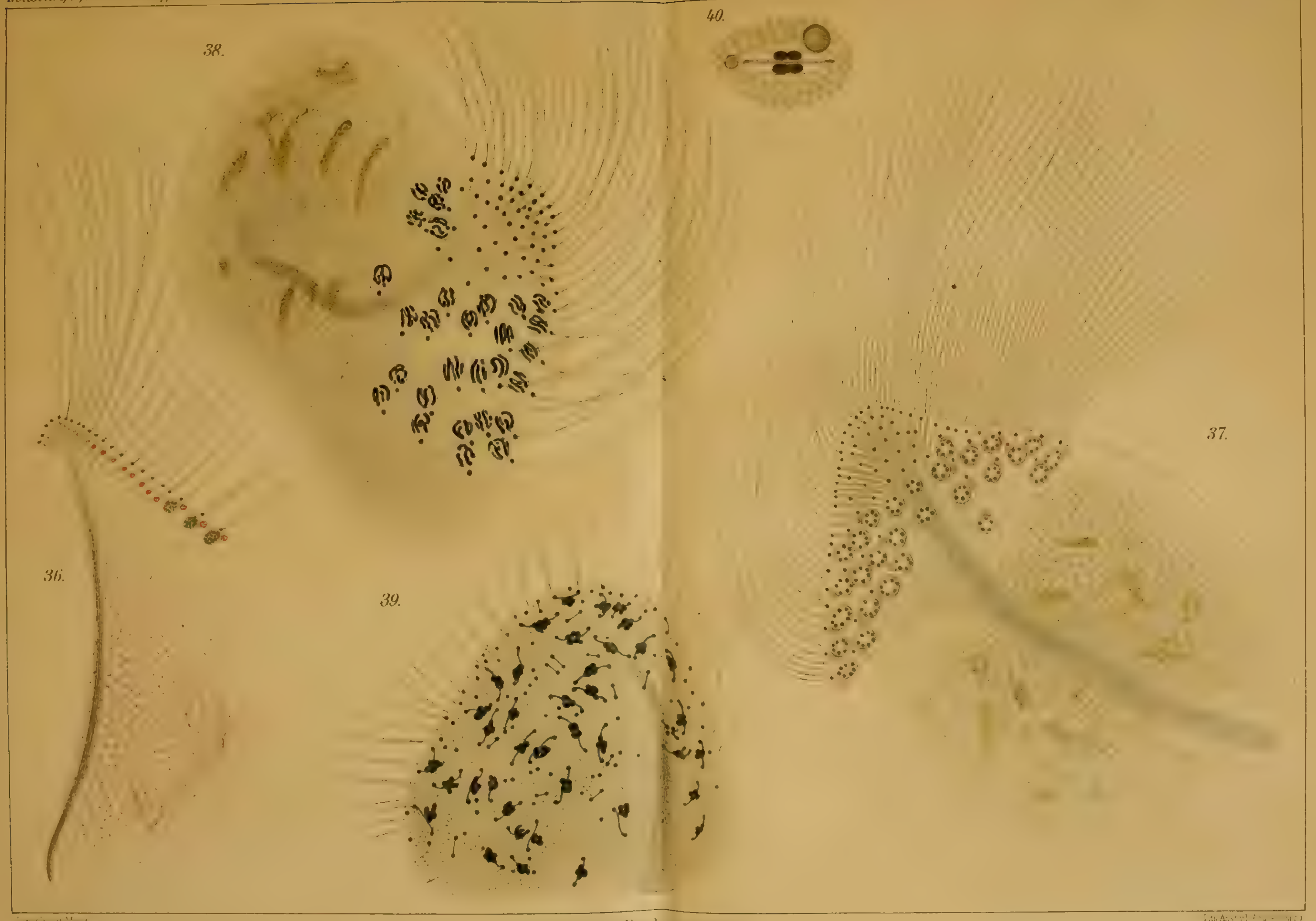



25.
27.
a
b
c
30.
35.
31.
34.
33.
32.
28.
29.
26.





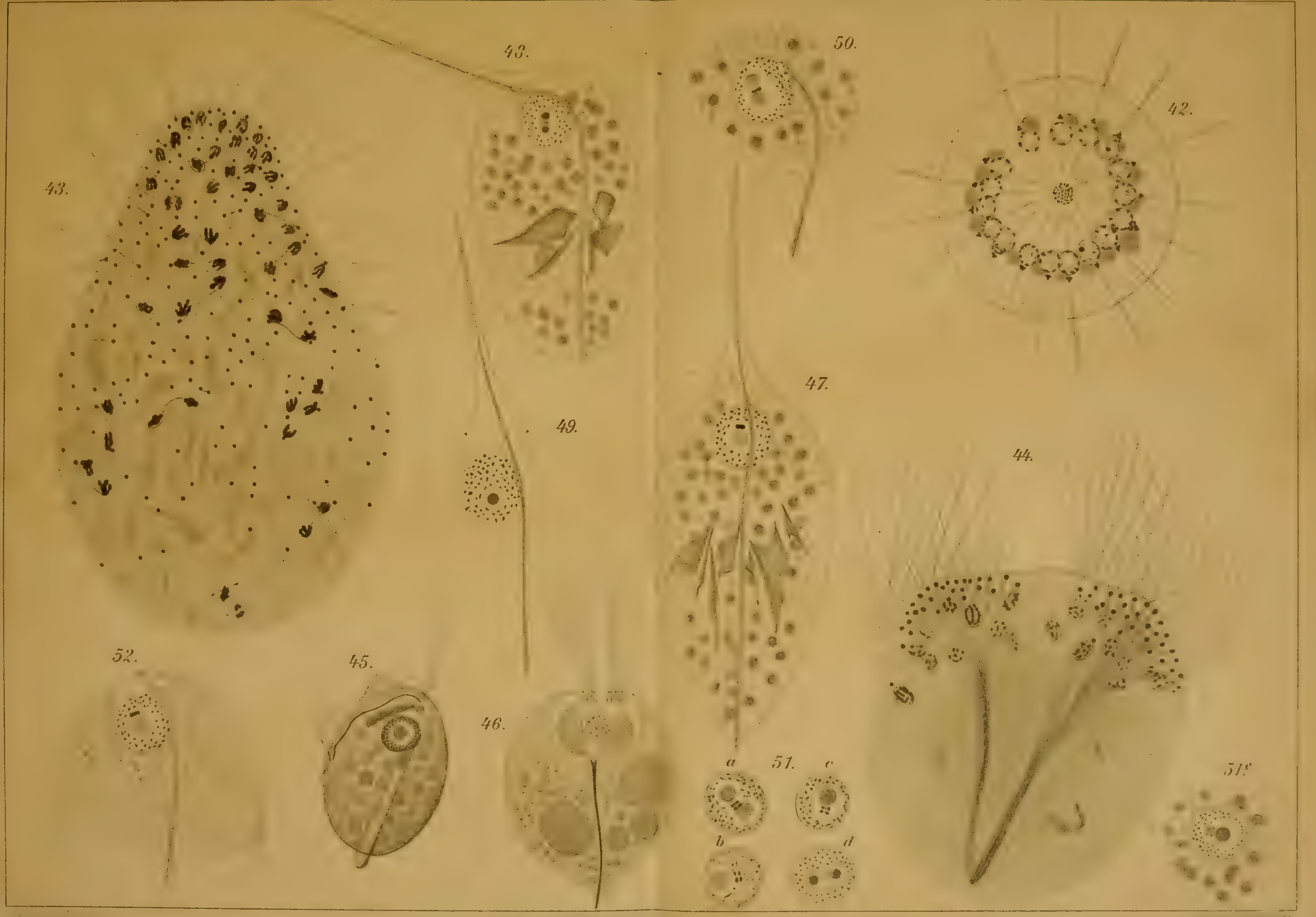



38.
40.
37.
36.
39.





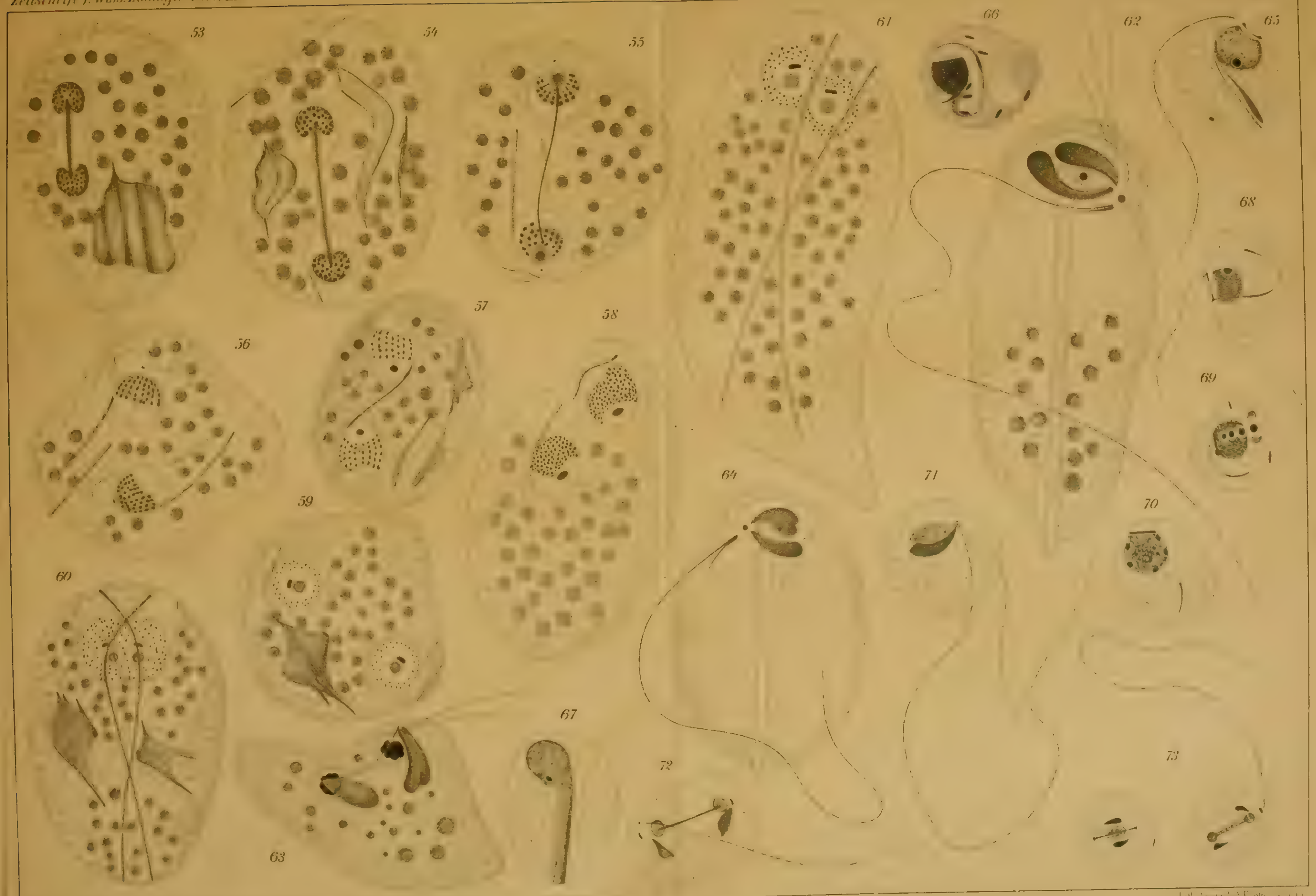



43.
48.
50.
42.
49.
47.
44.
52.
45.
46.
51.
a
b
c
d
51e









Wilhelm Engelmann







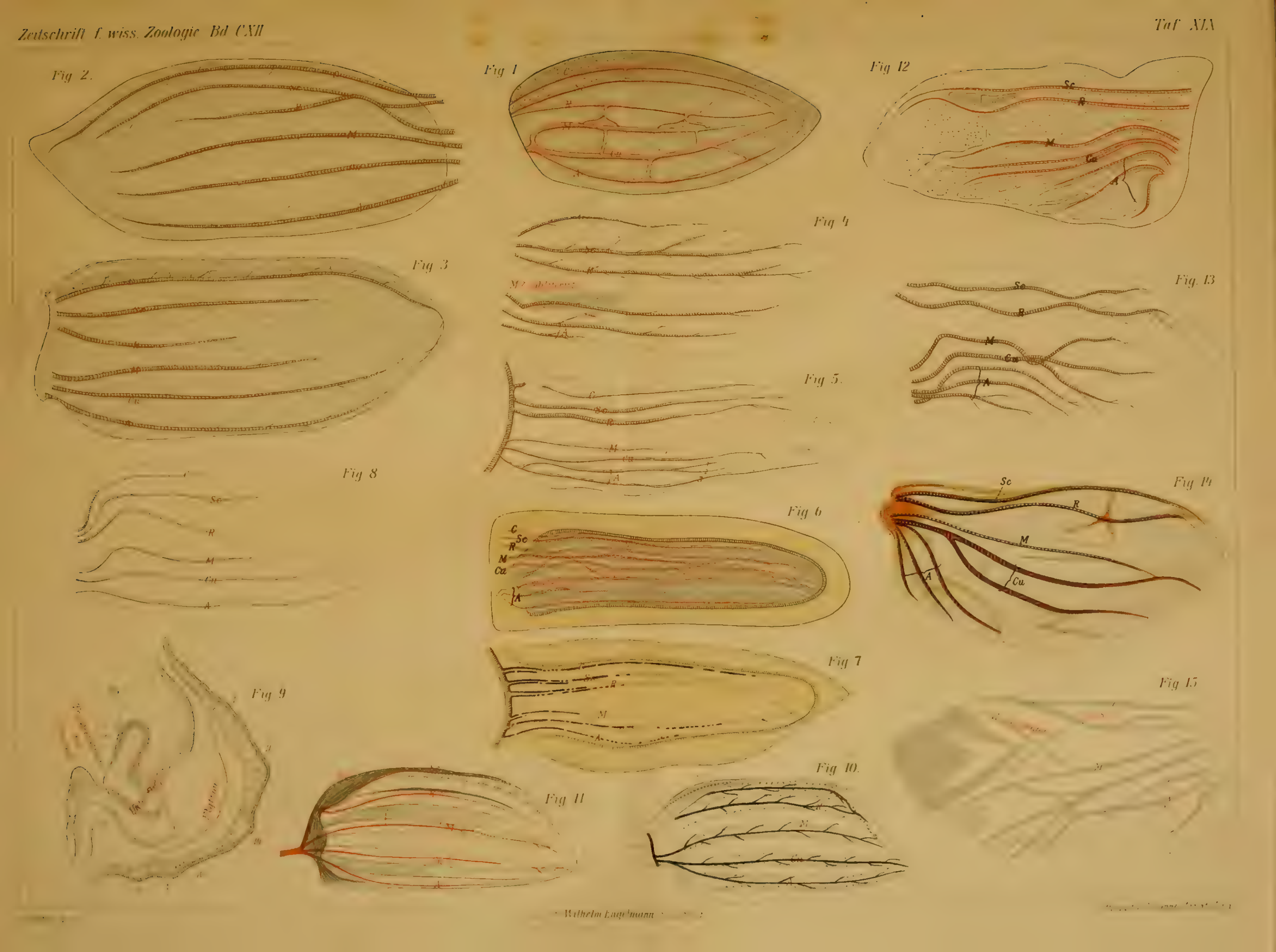
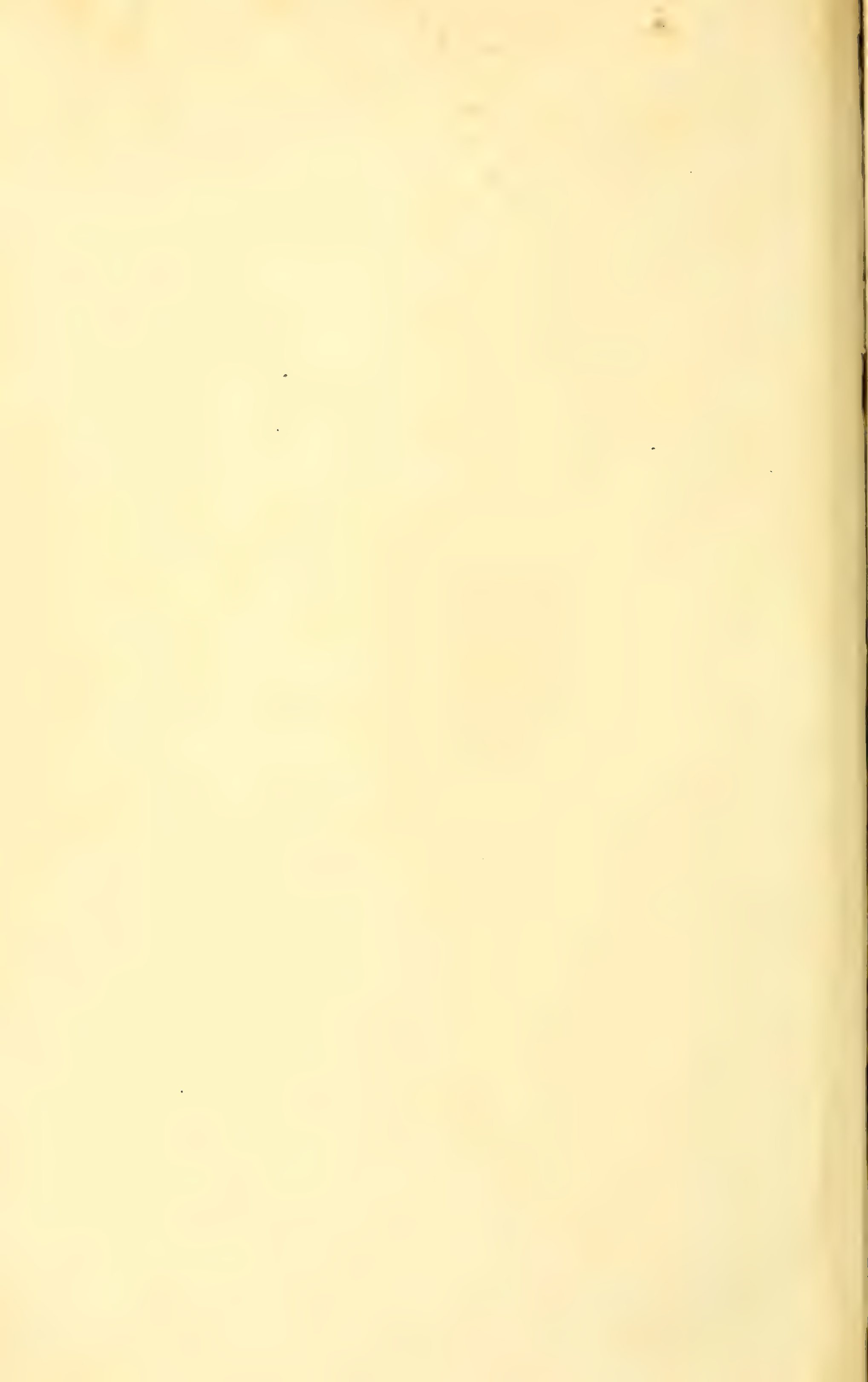

Fig. 1
Fig. 2.
Fig. 3
Fig. 4
Fig. 5.
Fig. 6
Fig. 7
Fig. 8
Fig. 9
Fig. 10.
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13
Fig. 14
Fig. 15
Sc
R
M
Cu
A
C





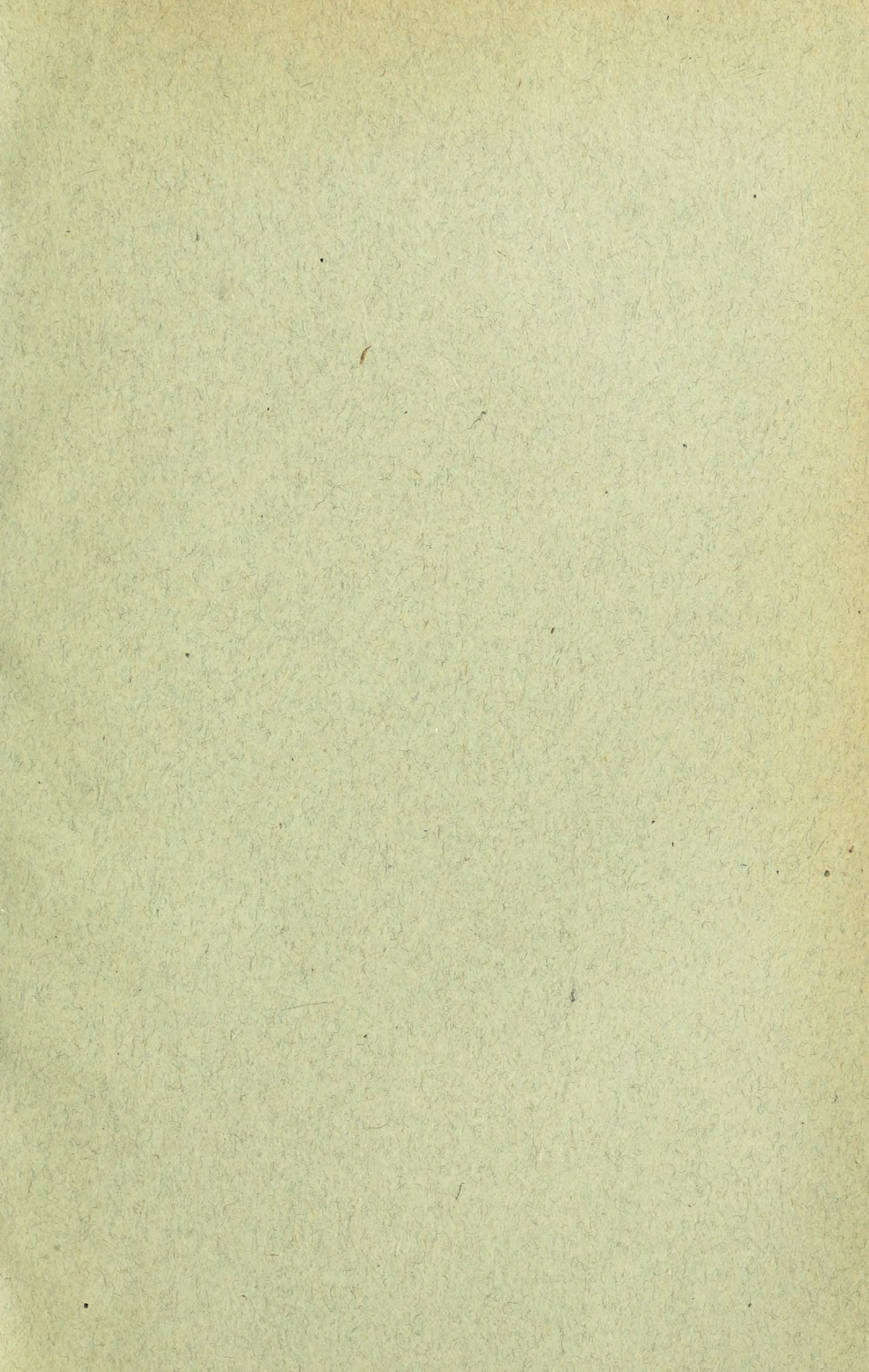


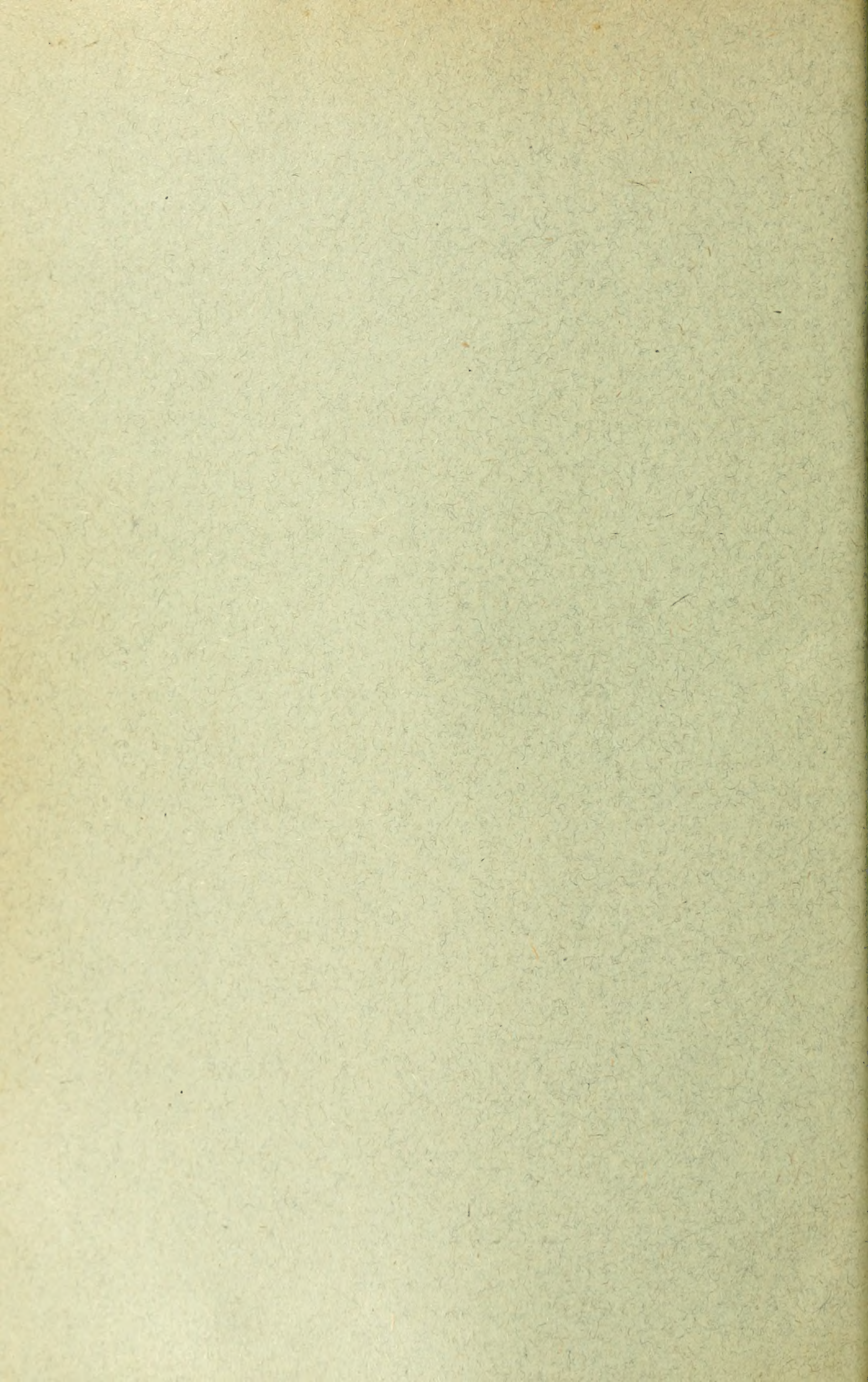

Fig 21.
Fig 16.
Sc
R
M
Fig 26
Fig 17.
Sc
R
M
Cu
A
Fig 22.
Fig 27.
Ce
Sc
R
M
Cu
A
Fig 28
Fig 18
Sc
R
M
Cu
A
Fig 23
Fig 29
Fig 24
Fig 19.
Fig 30
C²
Sc
R
M
Cu
A
Fig 20.
Fig 25












MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 01857

